

Aus dem Institut für Pflanzenernährung
der Justus Liebig-Universität Gießen
Direktor: Prof. Dr. phil. H. Linser

**Einfluß verschiedener Osmotika und einiger
Umweltfaktoren auf Transpiration, Ertragsbildung
und Nährstofftransport bei Getreidepflanzen**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
bei der Landwirtschaftlichen Fakultät
der Justus Liebig-Universität Gießen

Vorgelegt von

Huschang Meschgi
geb. in Schahreza/Iran

Gießen 1969

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung
der Kaiser-Ludwig-Universität Gießen
Direktor: Prof. Dr. phil. H. Lohse

Einfluß verschiedener Osmotika und einiger
Umweltfaktoren auf Transpiration, Estragsbildung
und Nährstofftransport bei Getreidepflanzen

Digitized by the Internet Archive
in 2026

mit Erlaubnis des Verlegers
für die Universitätsbibliothek
der Kaiser-Ludwig-Universität Gießen

Vorgelegt von

Hedwig Mehlh
geb. in Schellweiler

Aus dem Institut für Pflanzenernährung
der Justus Liebig-Universität Gießen
Direktor: Prof. Dr. phil. H. Linser

Einfluß verschiedener Osmotika und einiger Umweltfaktoren auf Transpiration, Ertragsbildung und Nährstofftransport bei Getreidepflanzen

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
bei der Landwirtschaftlichen Fakultät
der Justus Liebig-Universität Gießen

Vorgelegt von

Huschang Meschgi
geb. in Schahreza/Iran

Gießen 1969

Am 10. Juni 1909 für die
der hiesigen Bibliothek
Dr. J. H. van der
Hoeve

Einfluss verschiedener Gase und einiger
Umweltfaktoren auf Transpiration, Ertragsbildung
und Nährstofftransport bei Getreidepflanzen



Dr. J. H. van der Hoeve

an der hiesigen Universität
für die hiesige Bibliothek
Dr. J. H. van der Hoeve

Dr. J. H. van der Hoeve

Dr. J. H. van der Hoeve
an der hiesigen Universität
für die hiesige Bibliothek

Dr. J. H. van der Hoeve

Dekan:

Prof. Dr. F. Großmann

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. H. Linser

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. N. Atanasiu

Tag der mündlichen Prüfung:

17. Juli 1969

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Historischer Überblick zur Bedeutung des osmotischen Druckes für die Pflanzen	6
1. Diffusion und Osmose	7
2. Probleme der Bestimmung des osmotischen Druckes in der Pflanze	9
a) Plasmolytische Methode	9
b) Kryoskopische Methode	10
II. Nährstoffaufnahme und -transport (Literaturüberblick)	14
III. Einfluß verschiedener Osmotika und einiger Umweltfaktoren auf Transpiration, Ertragsbildung und Nährstofftransport bei Getreidepflanzen	23
A. Der Einfluß verschiedener Osmotika auf Transpiration, Gewichtszunahme und Nährstoffabgabe bei jungen Gerstenpflanzen.	23
1. Methodik	23
a) Versuchsmaterial und Anzucht der Pflanzen	23
b) Nährstoffbestimmung im Pflanzenmaterial	25
c) Flammenphotometrische Bestimmung von Kationen	26
2. Der Einfluß verschiedener organischer Osmotika auf die Kali-Abgabe (Efflux) von abgeschnittenen Gerstenwurzeln nach ein-, zwei- und dreistündiger Einwirkung des Osmotikums	26
3. Einfluß zweier organischer Osmotika (Glukose + Fruktose und Lutrol) auf Transpiration, Nährstoffabgabe und Gewichtszunahme bei intakten jungen Gerstenpflanzen in Licht und Dunkelheit	32
a) Aufnahme von Kohlenhydraten und ihre Bestimmung	44
b) Aufnahme von Lutrol und seine Bestimmung	49

	Seite
4. Einfluß steigender Lutrolkonzentration auf Transpiration, Gewichtszunahme und Nährstoffabgabe bei jungen Gerstenpflanzen in Licht und Dunkelheit	52
5. Zeitstufenversuch in 0,3 mol Lutrol mit jungen Gerstenpflanzen zur Ermittlung von Transpiration, Gewichtszunahme sowie des osmotischen Wertes des Preßsaftes und der Nährstoffabgabe bei Licht	61
B. Wirkungen eines organischen und eines anorganischen Osmotikums auf Wachstum (Ertragsbildung), Transpiration, osmotischen Druck des Preßsaftes sowie Nährstoffaufnahme und Nährstofftransport	66
1. Lutrol- und Salzwirkungen in Wasserkultur bei Mais	66
a) Versuchsanordnung	66
b) Besprechung der Ergebnisse	78
aa) Transpiration	78
bb) Relative Transpiration	78
cc) Ertragsbildung	82
dd) Nährstoffgehalte	87
ee) Osmotischer Druck des Preßsaftes	94
2. Lutrol- und Salzwirkungen auf Aufnahme und Transport von ^{86}Rb und ^{32}P bei jungen Gerstenpflanzen	98
C. Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Nährstoffaufnahme, -transport und Efflux	105
1. Einfluß von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit auf Aufnahme, Transport und Efflux von ^{86}Rb und ^{32}P bei jungen Gerstenpflanzen	105
2. Zeitstufenversuch über Aufnahme und Transport von ^{86}Rb in Abhängigkeit von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit bei jungen Gerstenpflanzen	109

	Seite
3. Einfluß der Tageszeit und Luftfeuchtigkeit auf Aufnahme, Transport und Efflux von ^{86}Rb bei jungen Gerstenpflanzen	111
D. Spezifische Wirkungen von CaCl_2 auf Nährstoffaufnahme und -abgabe	114
1. Einfluß steigender CaCl_2 -Konzentration im Aufnahmemedium auf Aufnahme und Transport von ^{42}K und ^{86}Rb bei jungen Gerstenpflanzen	114
2. Einfluß einer kurzfristigen CaCl_2 - und HCl -Vorbehandlung der Wurzel auf ^{86}Rb -Aufnahme, Transport und Efflux bei jungen Gerstenpflanzen	118
IV. Diskussion der Versuchsergebnisse	123
V. Zusammenfassung	139
VI. Literaturverzeichnis	143
VII. Anhang	165

I. Historischer Überblick zur Bedeutung des osmotischen Druckes für die Pflanze

Die Erscheinungen des Welkens von Pflanzen bei Wassermangel und das Wiederstraffwerden bei Wasserzufuhr sind seit altersher bekannt. Daß es sich dabei um osmotische Vorgänge handeln müsse, erkannte man erst später, suchte doch noch HOFMEISTER (1867) Welken und Wiederstraffwerden auf Spannungen der Zellwand zurückzuführen.

Das Studium osmotischer Prozesse in der Zelle begann erst, nachdem man die Erscheinungen der Plasmolyse beobachtet hatte. Plasmolytische Versuche zum Studium osmotischer Probleme setzten Mitte des vergangenen Jahrhunderts ein (NÄGELI 1855). Im gleichen Jahr führte NÄGELI die grundlegenden Untersuchungen über den Einfluß der Osmose auf die Turgeszenz und Vakuolenänderung der Zelle durch. Während der darauffolgenden zwei Jahrzehnte wurde das Gebiet der Osmose in der Pflanzenphysiologie sehr stiefmütterlich behandelt. Die Wiederaufnahme osmotischer Studien erfolgte dann vor allem durch SACHS (1865), der dem Turgor eine grundlegende Bedeutung für das Wachstum und die Gewebespannung zusprach. Seit DE VRIES (1884) werden Plasmolyse und Deplasmolyse als physiologische Reaktion der Pflanze beschrieben. Auf DE VRIES geht auch die Gewinnung der Zellsäfte frischer und abgetöteter Organe zurück (1884), aus denen er die "Turgorkraft" zu ermitteln versuchte (in Wirklichkeit ist dies der osmotische Druck). Die Zusammenhänge zwischen Plasmolyse und Konzentration des vorgelegten Plasmolytikums konnte DE VRIES (1877 und 1879) aufklären. PFEFFER war es dann, der 1886 und 1888 die theoretischen Grundlagen zu den osmotischen Untersuchungen erarbeitete, indem er das erste Osmometer baute, das als die "P f e f f e r s c h e Z e l l e" in die Literatur eingegangen ist. PFEFFER konnte zeigen, daß bei unterschiedlich konzentrierten Lösungen von Rohrzucker eine gewisse Proportionalität zwischen Konzentration und osmotischem Druck der Lösung bestand. Den Beweis, daß die Gesetzmäßigkeiten des osmotischen Druckes mit den Gasgesetzen

übereinstimmen, konnte VAN T'HOFF später erbringen. Die Erklärung für die in Pflanzen gefundenen hohen Turgordrucke bis über 5 Atm. ergab zu dieser Zeit große Schwierigkeiten, da mit den permeablen Membranen der damals verwendeten Osmometer so hohe Drucke weder mit Salz- noch mit Zuckerlösungen erreicht werden konnten. Die Lösung erbrachte die erwähnte "Pfeffersche Zelle".

1. Diffusion und Osmose

Der Diffusionsvorgang ist wohl einer der wichtigsten und universellsten physikalisch-chemischen Prozesse, die sich in Zellen und Geweben abspielen, denn durch ihn wird der Stofftransport in den einzelnen Zellen und der lebensnotwendige Nährstoffaustausch innerhalb der einzelnen Gewebe oder mit den Körpersäften ermöglicht. Dies hat Gültigkeit sowohl für die pflanzliche als auch für die tierische Zelle. Diesen Vorgang, daß sich mit der Zeit in Lösungen die bestehenden Konzentrationsunterschiede ausgleichen, bezeichnet man als Diffusion. Sie beruht auf der Eigenbeweglichkeit der einzelnen Moleküle, die sich mit großer Geschwindigkeit bewegen. Trotzdem ist die Diffusion ein äußerst langsamer Vorgang. Die Zahl der diffundierenden Moleküle ist dabei direkt proportional dem Konzentrationsgefälle, der Zeit und dem Querschnitt der Durchtrittsfläche. Die Diffusionsgeschwindigkeit dagegen nimmt proportional mit der Wurzel aus der Zeit ab.

Unter Osmose wird die Diffusion von Molekülen durch eine semipermeable Membran, wie z.B. die Pfeffersche Zelle, bezeichnet; der dabei auftretende hydrostatische Druck stellt den osmotischen Druck dar. Ein osmotisches System analog der Pfefferschen Zelle stellt auch die pflanzliche Zelle dar, wobei die Plasmamembran als semipermeabel zu betrachten ist. Deshalb ist es für die Kenntnis der physiologischen Leistung und auch des Wasserhaushaltes der Pflanze wichtig, ihren osmotischen Zustand zu kennen.

Physikalisch betrachtet ist der osmotische Druck jene mechanische Kraft, welche in einer osmotischen Zelle auf der Seite der konzentrierten Lösung angebracht werden müßte, um die Wasserbewegung zu verhindern. Dieser Druck würde also das System im Gleichgewicht halten. Eine solche Definition geht von der Erfahrung aus und ist für die Theorie der osmotischen Lösungsmittel-Bewegung entscheidend.

Für die osmotische Konzentration im Zellsaft sind nach WALTER (1955) hauptsächlich anorganische Ionen, organische Salze und Zucker, aber weniger organische Säuren verantwortlich. In gewissem Umfang ist es so z.B. möglich, den osmotischen Druck der Zelle durch die Düngung zu beeinflussen. So ist bekannt, daß eine ausreichende K-Versorgung den Wasserhaushalt der Pflanze begünstigt. Kalium fördert die Wasseraufnahme, hemmt aber die Wasserabgabe (BLANCHET 1962). Dieser Einfluß dürfte hauptsächlich auf die osmotische Wirksamkeit einer höheren K-Konzentration im Zellsaft zurückzuführen sein.

Eine Beeinflussung des osmotischen Druckes erfolgt nicht nur durch Nährstoffe, sondern auch durch andere Faktoren, im besonderen durch Faktoren der Umwelt, wie Licht oder Temperatur. Der osmotische Wert einer Zelle kann zunehmen entweder durch Wasserverlust oder durch Neubildung osmotisch wirksamer Substanz, er kann abnehmen durch Wasseraufnahme oder durch Verschwinden osmotisch wirksamer Stoffe. Die Konzentrationsänderungen durch Schwankungen des Wassergehaltes können als "passiv", die durch Veränderung der gelösten Stoffmenge als "aktiv" aufgefaßt werden.

2. Probleme der Bestimmung des osmotischen Druckes in den Pflanzen

Osmotischer Wert und Saugkraft sind begrifflich streng zu trennende "osmotische Zustandsgrößen" der Zelle. Der o s m o t i s c h e W e r t gibt die Konzentration des Zellsaftes an und wird ausgedrückt entweder in Mol einer gleich konzentrierten Vergleichsflüssigkeit (KNO_3 , Glukose, Rohrzucker) oder in Atmosphärenwerten, die dem osmotischen Druck des Zellsaftes bzw. der Vergleichsflüssigkeit in einem Osmometer entsprechen würden. Die S a u g k r a f t gibt hingegen in Atmosphärenwerten die Kraft an, mit der die ganze Zelle in ihrem gegebenen Zustand Wasser anzusaugen bestrebt ist. Sie ist bei erschlaffter Zellwand am größten, nimmt mit zunehmender Wanddehnung ab und wird in turgeszentem Zustand bei maximalem Turgordruck gleich Null, d.h. Saugkraft = osmotischer Wert - Wanddruck (HÖFLER 1920, Ursprung 1925).

Zur Bestimmung des osmotischen Wertes bedient man sich im allgemeinen der plasmolytischen oder kryoskopischen Methode. Die plasmolytische Bestimmung kann wieder grenzplasmolytisch oder plasmometrisch vorgenommen werden.

a) Plasmolytische Methode

Bei der plasmolytischen Methode geht man von der Tatsache aus, daß bei Grenzplasmolyse der osmotische Wert des Zellsaftes gleich der Konzentration der Außenlösung ist.

Für die Messung nimmt man möglichst gleichartige Zellen. Zum Plasmolysieren verwendet man molare Rohrzuckerlösungen, deren osmotische Werte sich aus Tabellen ablesen lassen (WALTER 1936, Ursprung 1938) oder kryoskopisch ermittelt werden können.

Auf eine genaue Beschreibung der Bestimmung des osmotischen Druckes durch Plasmolyse sei auf HERWIG (1963) verwiesen. Sowohl Vor- als Nachteile werden für die plasmolytische Methode angegeben. Als Vorteil der Methode gilt, daß gerade der osmotische Grundwert, den man im grenzplasmolytischen Zustand bestimmt, ein streng vergleichbares und vom jeweiligen Wasser-

zustand der Zelle unabhängiges Maß der osmotisch wirksamen Substanzen im Zellsaft liefert. Da die plasmolytischen Methoden eine Bestimmung des osmotischen Wertes der einzelnen Zellen erlauben, sind auch nur sie imstande, Gradienten der Zellsaftkonzentration auf engem Raum aufzudecken.

Gegen eine Verwendung der plasmolytischen Methoden sprechen folgende Faktoren:

1. Nur bei wenigen, günstigen Objekten kann man die beginnende Plasmolyse wirklich genau feststellen.
2. Das Plasma haftet mit einer gewissen Kraft an der Zellwand; um es von dieser abzulösen, muß die plasmolysierende Lösung etwas hypertonisch sein.
3. Im allgemeinen soll der osmotische Wert einer normalen Zelle und nicht derjenige einer Zelle im grenzplasmolytischen Zustand bestimmt werden; da aber im letzteren Falle die Zellwand entspannt ist, die Zelle also gegenüber dem normalen physiologischen Zustand bereits Wasser abgegeben hat, wird der ermittelte Wert gegenüber dem normalen zu hoch sein.

Wägt man die Vor- und Nachteile der Methode zur Bestimmung des osmotischen Druckes mittels Plasmolyse genau gegeneinander ab, so überwiegen die Gründe, die gegen eine Verwendung der plasmolytischen Methode sprechen. Es bietet sich aber zur Bestimmung des osmotischen Wertes noch die kryoskopische Methode an, die zwar die Nachteile der plasmolytischen Methode nicht aufweist, jedoch ebenfalls gewisse Mängel in sich birgt.

b) Kryoskopische Methode

Die kryoskopische Methode gibt den osmotischen Wert des Zellsaftes im normalen Zustand der Zelle wieder und ist für alle Objekte (Preßsaft, Nährlösung, u.a.) anwendbar. Man erhält hierbei jedoch nicht den Wert für eine einzelne Zelle - was praktisch auch bei der plasmolytischen Methode nicht der Fall ist, da sich bei den meisten Objekten der Druckeinfluß durch Nachbarzellen nicht vermeiden läßt - sondern den Mittelwert von vielen Zellen, meist sogar von mehreren Geweben oder von

ganzen Organen, selbst von ganzen Pflanzen. Die Grundlage der kryoskopischen Methode besteht darin, daß man durch Auspressen aus dem Pflanzengewebe Zellsaft gewinnt und bei diesem dann die Gefrierpunktserniedrigung ermittelt. Lösungen gefrieren erst bei Temperaturen unter 0°C , und zwar ist die Erniedrigung des Gefrierpunktes (Δ) um so größer, je höher die Konzentration, also auch der osmotische Druck ist. Die molare Gefrierpunkts-
erniedrigung beträgt für wäßrige Lösungen $1,86^{\circ}\text{C/Mol}$. Für den osmotischen Druck einer verdünnten Lösung gilt nach VAN T'HOFF:

1. $P (\text{osm.}) = C \cdot R \cdot T = C \cdot 0,08206 \cdot T$,
wobei "C" die Konzentration des gelösten Stoffes in Mol,
"R" die Gaskonstante und "T" die absolute Temperatur bedeuten.
Für eine beliebige wäßrige Lösung ist die Gefrierpunktserniedrigung:

2. $\Delta = 1,86 \cdot C$

Aus den Gleichungen 1. und 2. ergibt sich für den osmotischen Druck:

3. $P (\text{osm.}) = \frac{\Delta}{1,86} \cdot 0,08206 \cdot T$

Der osmotische Wert ϕ des Preßsaftes errechnet sich nach LEWIS (1908) aus der vereinfachten Gleichung $\phi = 12,06 \cdot \Delta$, wobei Δ die gemessene Gefrierpunktserniedrigung ist. Der osmotische Wert kann dann aus Tabellen (z.B. WALTER 1936 und 1939) abgelesen werden. Bei der Gewinnung des Preßsaftes ist zu berücksichtigen, wie schon DE VRIES (1884) und DIXON und ATKINS (1913) zeigen konnten, daß die Pflanzenteile vor dem Auspressen rasch abgetötet werden, da das semipermeable Protoplasma, sofern es nicht gequetscht und dadurch zerrissen wird, eine Flüssigkeit austreten läßt, die dem tatsächlichen osmotischen Wert der Zelle nicht entspricht.

DIXON und ATKINS töteten in ihren Versuchen die Pflanzenteile durch flüssige Luft ab. WALTER (1951 und 1960) empfiehlt, die Gewebe in einem geschlossenen Gefäß 15 Minuten lang auf 100°C zu erhitzen. Die abgetöteten Proben können verschlossen mehrere Tage kühl aufbewahrt werden, und abgepreßte Zellsäfte halten sich nach Zugabe eines Körnchens Thymol in zugeschmolzenen Ampullen sogar monatelang.

Gegen die kryoskopische Methode wird eingewendet, daß der Preßsaft nicht genau der Zusammensetzung des Zellsaftes entspricht, da auch Wasser und eventuell osmotisch wirksame Stoffe aus dem Plasma und der Zellwand mit ausgepreßt werden und durch die im Verlauf der Abtötung und des Auspressens vermutlich stattfindenden enzymatischen Umwandlungen der osmotische Wert verändert wird, so daß der Preßsaft nicht dem tatsächlichen Zellsaft entspricht.

APPLEGATE (1960) stellte fest, daß manche Lösungen, wie z.B. solche von Polyäthylenen, nicht dem VAN T'HOFF'schen Gesetz folgen; so erwies es sich als zweckmäßig, die Ergebnisse der Gefrierpunktserniedrigung nicht in osmotischen Druck umzurechnen, zumal auch LAGERWERFF et al. (1961) beobachteten, daß man mit der kryoskopischen Methode zu hohe osmotische Werte ermittelt.

Unbestreitbare Vorteile der Methode sind aber, daß sie rasch Mittelwerte größerer Gewebekomplexe oder ganzer Organe zu geben vermag, und daß sie an allen Pflanzen, auch solchen mit kleinen, zellsaftarmen, plasmolytisch nicht zugänglichen Geweben verwendbar ist. Einheitlich durchgeführt kann sie Ergebnisse wie die von WALTER (1951 und 1960) liefern.

Aufgrund der aufgeführten Vor- und Nachteile beider Methoden wurde in der vorliegenden Arbeit zur Bestimmung des osmotischen Drucks, sowohl in Pflanzen als auch in sämtlichen Nährlösungen, die kryoskopische Methode verwendet. Diese Messungen erfolgten mit Hilfe eines Universal-Temperatur-Meßgerätes mit thermoelektrischer Kühlung (Hersteller: Fa. H. Knauer, Berlin-Grunewald). Zur Messung gelangten jeweils 0,15 ml Lösung bzw. Preßsaft, die mittels des Kühlaggregates, das nach dem Peltier-

Effekt arbeitet, in konstanter Zeit (45 sec.) gleichmäßig tief unterkühlt wurden. Durch diese Konstanz der Kühlbedingungen und durch die hohe Empfindlichkeit des Temperaturkühlgerätes, das Temperaturdifferenzen von $1/1000^{\circ}$ C reproduzierbar anzeigt, konnten auch geringe Unterschiede im osmotischen Wert der Lösungen und des Preßsaftes aufgezeigt werden.

II. Nährstoffaufnahme und - transport - Literaturüberblick

Mechanismen der Nährstoffaufnahme

1. Durch Diffusion und Osmose (passiver Transport)
2. Aktiver Transport
3. Adsorptions- und Austauschvorgänge

Die große Anzahl von Untersuchungen während der letzten zehn Jahre, die die Ionenaufnahme von Pflanzen betreffen, zeigt, daß es sich hierbei nicht um einen einzigen, sondern sehr wahrscheinlich um eine Reihe voneinander unabhängig wirksamer Vorgänge handelt. Im allgemeinen wird zwischen passiven und aktiven Aufnahmeprozessen unterschieden (HYLMÖ 1953; LUNDEGARD 1955; BECKING 1956; BROUWER 1956; EPSTEIN 1956; HARRIS 1956; GAUCH 1957; MURPHY 1957; ROBERTSON 1958; LATIES 1959; ROBERTSON 1960; FRIED und SHAPIRO 1961; MARSCHNER 1961; BANGE 1962; JENSEN 1962; MENGEL und MARSCHNER 1962; MARSCHNER 1964; OERTLI 1964; BROUWER 1965; BOWLING 1966).

Die passive Aufnahme von Ionen ist vorwiegend als das Zusammenwirken physikalischer Phänomene wie Absorption, Diffusion und Massenfluß zu erklären. Im Gegensatz dazu fordert die aktive Aufnahme von Ionen einen Zusammenhang mit der physiologischen Leistung der Wurzelzellen, d.h. es sind hier biochemische Umwandlungen von Energie beteiligt.

Diese beiden Möglichkeiten der Ionenaufnahme bedeuten, daß bei Veränderungen der Nährstoffaufnahmeintensität entweder die passive oder die aktive Komponente oder auch beide beteiligt sein können. Der Begriff der pflanzlichen Nährstoffaufnahme wird im Schrifttum mit verschiedener Bedeutung verwendet. Unabhängig von den jeweiligen Mechanismen versteht man darunter überwiegend die Nettoaufnahme, d.h. die Zunahme der Gehalte an Nährstoffen. Für die Aufnahme von Nährsalzen über die Wurzeln aus dem Boden gibt es drei wichtige Quellen: Die Bodenlösung, die austauschbaren Ionen und die aus der organischen Substanz abgebauten Stoffe,

Der Eintritt von Nährsalzen in die Pflanzen ist von einer gleichzeitigen Wasseraufnahme unabhängig. Es handelt sich also um zwei getrennte Prozesse, die auf ganz verschiedene Ursachen zurückzuführen sind. Die Wasseraufnahme ist von der osmotisch bedingten Saugkraft abhängig. Mit steigendem osmotischem Druck der Außenlösung fällt die Wasseraufnahme ab (HAYWARD und SPURR 1943; PETERS 1960; JAMES 1961; LAGERWERFF und EAGLE 1962; BROUWER 1963; JARVIS und JARVIS 1963; MARSCHNER et al. 1965; JAMES 1966; OERTLI 1966 und 1967; OERTLI und RICHARDSON 1968).

Bei Erhöhung des osmotischen Druckes der Bodenlösung auf 8-9 Atm. hört die Wasseraufnahme durch die Pflanzenwurzeln praktisch auf, die Salzaufnahme aus entsprechenden Boden-teilen kann aber weiter vor sich gehen (FEDOROWSKIJ 1964). Es ist deshalb falsch, von einer Salzaufnahme durch "Osmose" zu sprechen.

In der extrem verdünnten Bodenlösung sind die Salze vollkommen in Ionen dissoziiert, und in dieser Form gelangen sie auch in die Wurzelzellen. Dabei müssen die Ionen eines Salzes nicht unbedingt gleichzeitig in gleichen Mengen aufgenommen werden. Erbsenwurzeln absorbieren z.B. aus einer verdünnten Calciumchloridlösung die Ca-Ionen fünfmal schneller als die Chlorid-Ionen; Bohnen dagegen nehmen Chlorid schneller auf als Calcium. Derartige Unterschiede in der Aufnahme dissoziierter Ionen sind nur möglich, wenn andere Ionen nachgeliefert werden, damit das Gleichgewicht zwischen positiven und negativen Ladungen in der Zelle erhalten bleibt.

Die erwähnte unterschiedliche Geschwindigkeit in der Ionenaufnahme bei Erbsen und Bohnen ist auf ein gewisses Wahlvermögen zurückzuführen, das praktisch jeder Kulturpflanze eigentümlich ist. Wird von einem Ionenpaar das Kation schneller als das Anion aufgenommen oder umgekehrt, so ist das aus elektrostatischen Gründen nur durch einen Ionenaustausch an den Plasmagrenzflächen möglich. Da nun von der Zelle für die Kationen vornehmlich Wasserstoffionen, für die Anionen wahrscheinlich

Bikarbonationen abgegeben werden, kommt auf diese Weise die physiologische Reaktion mancher Salze zustande. Das Wahlvermögen der Pflanzen geht jedoch nicht so weit, daß es die Aufnahme von Ballaststoffen oder einen Luxusverbrauch von Nährstoffen ausschließen könnte.

Die Aufnahme von für die Pflanze lebensnotwendigen Nährstoffen in Form von Ionen kann, wie bereits ausgeführt, auf unterschiedliche Art und Weise erfolgen. Neben einer einfachen Diffusion gibt es einen aktiven Ionentransport durch die Zellmembranen, darüber hinaus sind an der Nährstoffaufnahme auch noch Adsorptions- und Austauschvorgänge im "free space" beteiligt.

Ionen können bis zu einem gewissen Grade durch ihren eigenen Diffusionsdruck in das Pflanzengewebe hineingelangen. Jedoch läßt sich die Aufnahme von Nährstoffen durch Pflanzenwurzeln nur mit Schwierigkeiten durch einfache Mechanismen wie Massenströmung oder Diffusion erklären. Die Nährstoffaufnahme nimmt z.B. nicht linear mit der äußeren Konzentration zu, sondern zeigt eine deutliche Absättigung. Aufnahmeraten sind spezifisch für einzelne Nährstoffe, andererseits werden Konkurrenzerscheinungen zwischen verschiedenen Ionen beobachtet (MULDER 1950; LARSON und PIERRE 1953; ELGABALY 1955; SCHARREER und MENGEL 1958 und 1960; AGARWALA et al. 1964; KADAH und GHOWALL 1964; LEHMANN 1964).

Die Tatsache, daß bei verstärktem Angebot einer Kationenart andere Kationen in geringerem Maße aufgenommen und in der Pflanze transportiert werden, kann man damit erklären, daß die Kationen untereinander um unspezifische organische negative Valenzen - wahrscheinlich in erster Linie um die indiffusiblen Anionen des Plasmas - konkurrieren (DAVIS 1958). Die Ionenkonkurrenz wird also dadurch charakterisiert, daß das in höherer Konzentration vorliegende Kation andere Kationen von ihren sorptiven Bindungsstellen verdrängt bzw. negative Valenzen absättigt, die dann anderen Kationen nicht mehr zugänglich sind.

EPSTEIN und HAGEN (1952); EPSTEIN und LEGGET (1954); LEGGET und EPSTEIN (1956) sowie FRIED und NOGGLE (1958) haben derartige Ionenkonkurrenzen nachweisen können. Bei diesen Untersuchungen handelt es sich um eine Konkurrenz um die negativen Valenzstellen der Trägersysteme der Wurzel, woraus hervorgeht, daß nicht nur die Sorption, sondern auch der Transport mit der konkurrierenden Wirkung der Ionen in Zusammenhang steht.

In der Pflanze werden oft höhere Konzentrationen an Nährstoffen gefunden als in der Außenlösung, was sich mit einfachen Mechanismen der Nährstoffaufnahme kaum erklären läßt. Alle diese Beobachtungen deuten daraufhin, daß die Wurzeln Ionen nicht nur passiv sondern auch aktiv gegen ein bestehendes Konzentrationsgefälle aufnehmen. Dabei muß aus Wurzeldruckbeobachtungen (Blutung, Guttation) geschlossen werden, daß die Pflanze gewisse Nährstoffe nicht nur gegen das chemische, sondern auch gegen das elektrochemische Potential transportiert. In der ersten Phase der Ionenaufnahme diffundieren die Ionen aus der Außenlösung in einen bestimmten Teil des Wurzelgewebes, den sogenannten "scheinbar freien Raum" ("apparent free space" = AFS) (HOPE und STEVENS 1952; HOPE 1953). Bei den Kationen kommt es in dieser ersten Phase neben der reinen Diffusion zu einer Austauschadsorption an negativen Ladungsstellen in der Zellwand ("Donnan free space" = DFS) (BRIGGS und ROBERTSON 1957). Die Wurzel verhält sich in dieser ersten Phase der Ionenaufnahme bezüglich der Kationen wie ein Ionenaustauscher oder ein Tonkolloid (WILLIAMS und COLEMAN 1950; MIDDELTON und RUSSELL 1958). Die Austauschadsorption der Kationen ist unspezifisch und folgt den D o n n a n - G e s e t z e n (MARSCHNER 1961; MENGEL 1961 und 1962). Die im AFS befindlichen, nicht gebundenen Kationen (Ionen im "water free space" = WFS) (BRIGGS und ROBERTSON 1957) lassen sich durch Wasser entfernen (allerdings auch ein Teil der gebundenen Kationen durch die H-Ionen der Kohlensäure), die im DFS befindlichen, d.h. adsorbierten Kationen lassen sich durch eine Salzlösung wieder auswaschen. Die auf die eine oder andere Weise nicht zu entfernenden

Kationen werden im folgenden als aktiv aufgenommen oder akkumuliert bezeichnet. Einen Einfluß auf die aktive Ionenaufnahme haben diese physikalisch-chemischen Gesetzmäßigkeiten jedoch nicht, wie MENGEL (1961) an abgeschnittenen und intakten Getreidepflanzen zeigen konnte. Die aktive Nährstoffaufnahme stellt man sich so vor, daß die Ionen über ein spezifisches Trägersystem durch die semipermeable Membran des Plasmalemmas in das Innere der Wurzelzelle gelangen. Spezifische Träger konnten allerdings noch nicht isoliert werden. Das Trägersystem ist daher bisher nur als ein Modell zur Erklärung und zum Verständnis des aktiven Ionentransportes bzw. der aktiven Ionenaufnahme zu verstehen.

Bei der höheren Pflanze ist die aktive Ionenaufnahme mit der oxydativen Atmung gekoppelt (LUNDEGARDH 1945; HOAGLAND 1948). Für die aktive Ionenaufnahme benötigt die Zelle demnach Kohlenhydrate (Substrat für die Atmung) und Sauerstoff. Dementsprechend nehmen gut belüftete Wurzeln mehr Ionen auf als schlecht mit Sauerstoff versorgte (HAMMOND et al. 1955; MICHAEL 1959; HOPKINS 1965), und kohlenhydratreiche Wurzeln sind den kohlenhydratarmen Wurzeln in der Ionenaufnahme überlegen (MENGEL 1962).

Über welchen Mechanismus die aktive Ionenaufnahme mit der oxydativen Atmung gekoppelt ist, kann heute noch nicht gesagt werden. Verschiedene Autoren vermuten, daß die Zelle für den Ionentransport energiereiche Phosphate (z.B. Adenosintriphosphat = ATP) benötigt (HIGINBOTHAM 1959; POST et al. 1960; NETTER 1961; WILBRANDT 1963). So konnten BROUWER (1954), HIGINBOTHAM (1959), LATIES (1959) und CHASSON (1960) zeigen, daß 2,4-Dinitrophenol, ein Hemmstoff der ATP-Synthese, die aktive Ionenaufnahme verhindert. Andere Autoren sind der Ansicht, daß primär der Elektronentransport der Atmungsenzyme für die aktive Ionenaufnahme entscheidend ist (CONWAY 1951; LUNDEGARDH 1955; ROBERTSON 1960; MENGEL 1963).

Dem aktiven Nährstofftransport steht der passive Ionentransport vom Außenmedium in den freien Raum des Zellwandkontinuums gegenüber. Beim passiven Transport handelt es sich um einen Diffusionsvorgang, wodurch die Ionen durch das Rindenparanchym der

Wurzel bis zur Endodermis befördert werden (RUSSELL und BARBER 1960). Ebenso soll es sich beim Transport in das Xylem um einen passiven Mechanismus handeln (KYLIN und HYLMÖ 1957; HYLMÖ 1958). Im "freien Raum" (free space) können die Ionen fast unbehindert hinein- und herausdiffundieren. Zum freien Raum gehören die Zellwände, die Interzellularen und eventuell auch ein Teil des Cytoplasmas (BUTLER 1953; BRIGGS und ROBERTSON 1957; BRIGGS et al. 1958; ROBERTSON 1958).

Es erhebt sich nun die Frage, wie groß der Anteil aktiv aufgenommener Ionen einerseits und passiv aufgenommener Ionen andererseits an der insgesamt in den Sproß gelangenden Ionenmenge ist. Seit einiger Zeit mißt man der passiven Ionenaufnahme wieder stärkere Bedeutung bei, da die Ausdehnung des AFS bis zum Xylem für möglich gehalten wird (HYLMÖ 1955; EPSTEIN 1956; KRAMER 1957). Dies würde bedeuten, daß Ionen unter Umgehung aktiver Aufnahmeprozesse einfach mit dem Wasserstrom in die Gefäße gelangen können. Damit käme dem Transpirationsstrom eine entscheidende Bedeutung für den Ionentransport in den Sproß zu.

Die Auffassungen der einzelnen Autoren hinsichtlich des Einflusses der Transpiration gehen allerdings auseinander. Einigkeit besteht weitgehend darin, daß sich ein etwaiger Transpirationseinfluß um so stärker bemerkbar macht, je höher die Ionenkonzentration in der Außenlösung ist. So messen beispielsweise - neben den älteren Arbeiten von SCHMIDT (1936), WRIGHT (1939) u.a. - in neuerer Zeit wieder HYLMÖ (1953, 1955 und 1958), KYLIN und HYLMÖ (1957), PETERSON (1960), KIHMAN-FALK (1961) und JENSEN (1962) der passiven Ionenverlagerung aus der Außenlösung in den Sproß mit Hilfe des Transpirationsstromes eine große Bedeutung bei.

Transpiration, Nährstoffaufnahme und -transport werden von zahlreichen verschiedenen Faktoren beeinflusst. Einer der wichtigsten Faktoren ist die Salzkonzentration der Nährlösung. Diese bewirkt, daß sich die Pflanzen in einem Medium von bestimmtem osmotischen Druck befinden, der durch die chemische Zusammensetzung und Konzentration der gelösten Substanzen bestimmt wird. Ist der osmotische Druck der Nährlösung höher als der des Zellsaftes,

so tritt Plasmolyse ein. Veränderungen des osmotischen Druckes der Außenlösung rufen aber nicht nur morphologisch sichtbare Veränderungen in der Zelle hervor, sondern wirken sich auch auf Nährstoffaufnahme und Wasseraufnahme aus. Erstaunlicherweise liegen über die Nährstoffaufnahme in Abhängigkeit vom osmotischen Druck erst relativ wenige Untersuchungen vor. Bei Versuchen dieser Art muß man zwischen kurzfristigen (Stunden) und solchen, die sich über längere Zeiträume (Tage und Wochen) erstrecken, unterscheiden. Bei den erstgenannten kommen mehr einfache chemisch-physikalische Gesetzmäßigkeiten unmittelbar zur Geltung, während bei den langdauernden Versuchen die gesamte Entwicklung der Pflanze mit hineinspielt. Bei den langfristigen Versuchen wurden bisher meistens nur wenig konzentrierte und relativ ungiftige Lösungen benutzt, während bei den kurzfristigen Versuchen aus methodischen Gründen häufig zu sehr hohen Konzentrationen gegriffen wurde, die naturgemäß anders als die schwachen wirken. Bei den eingangs erwähnten grenzplasmolytischen Untersuchungen ist besonders auf Eigenschaft und Beschaffenheit des Osmotikums hingewiesen worden. Chemische Passivität und Impermeabilität gegenüber dem Plasma sind primäre Forderungen, die erfüllt sein müssen. Auch die Ungiftigkeit gegenüber dem pflanzlichen Organismus wird vorausgesetzt. Elektrolyte erfüllen die erwähnten Forderungen nur in beschränktem Umfang. Hingegen eignen sich Anelektrolyte wie z.B. Glukose, Mannit und Rohrzucker zur Änderung des osmotischen Druckes der Außenlösung relativ gut. Hierbei ist jedoch zu beachten, daß ein erhöhtes Kohlenhydratangebot bei plasmolytischen Untersuchungen die Zellatmung und damit den Energiehaushalt der Pflanze zu beeinflussen vermag, ebenso ist eine Änderung im Plasmolyseablauf gegeben (PIRSON und SEIDEL 1950).

Im Gegensatz zu diesen Zuckern nimmt Polyäthylenglycol (PEG) keinen Einfluß auf den Energiehaushalt der Pflanze und eignet sich daher wohl am besten zur Änderung und Beeinflussung des osmotischen Druckes der Nährlösung und damit auch zur Einschränkung der Transpirationsrate, wie die Ergebnisse der

Untersuchungen von JANES (1961), LAGERWERFF und EAGLE (1961 und 1962), HERWIG (1963), RUF et al. (1963), MARSCHNER et al. (1965) und JANES (1966) gezeigt haben.

Erst in neuerer Zeit versuchte man, die Beziehungen zwischen Höhe des osmotischen Druckes der Außenlösung und der Wasseraufnahme einerseits und der Nährstoffaufnahme andererseits zu erforschen (LINSER et al. 1962; LINSER und HERWIG 1963; MARSCHNER et al. 1965; FALK 1966; OERTLI 1966). Diese Frage ist für die landwirtschaftliche Praxis deshalb von Wichtigkeit, da bei hohen Gaben leichtlöslicher Dünger oft spürbare Ertragsdepressionen auftreten, die man auf die Erhöhung des osmotischen Wertes der Bodenlösung und eine dadurch bedingte plasmolytische Schädigung der Wurzelzellen zurückführen muß. Daraus resultiert eine Störung in der Wasser- und Nährstoffaufnahme. In gewissen Grenzen ist die Pflanze in der Lage, dem höheren osmotischen Druck der Außenlösung ihren inneren osmotischen Druck anzupassen (WALTER 1955; BERNSTEIN 1961 und 1963; RUF et al. 1963), was sich in einer Einschränkung der Transpiration und Guttation äußert (OERTLI 1963 und 1964; GRACANIN 1964).

Obwohl der Transpiration im Schrifttum unterschiedliche Bedeutung beigemessen wird, stimmt man doch in dem Punkt überein, daß die Transpiration um so stärker reduziert wird, je höher der osmotische Druck der Außenlösung ist. Viele Autoren sind der Ansicht, daß sich der scheinbare freie Raum in der Wurzel bis zu den Gefäßen ausdehnt. Dadurch ist eine direkte Verbindung der Außenlösung zum Transpirationsstrom vorhanden, so daß eine ungehinderte Wanderung der Nährstoffe mit dem Transpirationsstrom aus der Außenlösung in die Pflanze denkbar ist (HYLMO 1955; EPSTEIN 1956; KRAMER 1957; HÜBNER 1959 und 1960). Demgegenüber neigen BROUWER (1954) sowie besonders RUSSELL und SHORROCKS (1959) zu der Ansicht, daß sich zwischen den Gefäßen und der Wurzeloberfläche eine Barriere befindet, die den scheinbar freien Raum begrenzt, so daß keine ungehinderte Passage von Ionen zu den Gefäßen möglich ist. HÜBNER (1960) kommt aufgrund seiner Untersuchungen mit schwerem Wasser zu der Ansicht, daß die von den genannten Autoren angenommene

Barriere - nämlich der Casparische Streifen - lediglich für die im Transpirationswasser gelösten Salze bzw. Ionen und organischen Moleküle ein Hindernis darstellt, nicht jedoch für den Hindurchtritt des Wassers selbst. Nach BUTLER (1953) besteht zwischen dem osmotischen Druck der Bodenlösung und der Transpiration einerseits eine Wechselbeziehung und andererseits wird die Aufnahmegeschwindigkeit von den Nährstoffen in die Wurzel und ihre Verteilung im oberirdischen Teil der Pflanze von der Transpiration beeinflusst (BROUWER 1954 und 1956; HYLWÖ 1955 und 1958; PETERSON 1960; KIHMAN-FALK 1961; JENSEN 1962; MICHAEL und MARSCHNER 1962).

Zur Ergänzung der bisherigen Befunde war es das Ziel der vorliegenden Arbeit, in kurzfristigen Untersuchungen aber auch in einem langfristigen Vegetationsversuch den Einfluß zu prüfen, den steigende Konzentrationen organischer und anorganischer Osmotika und eine durch sie bewirkte unterschiedliche Höhe des osmotischen Druckes der Nährlösung auf die Transpirationsintensität, die Ertragsbildung und auf die Aufnahme und Transport einiger Mineralstoffe ausüben, wobei unter Transport nicht allein die Verlagerung der Nährstoffe in die Pflanze hinein, sondern auch aus der Pflanze heraus (Efflux) zu verstehen ist. Im engen Zusammenhang hiermit stehen die durchgeführten Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und auch des Lichtes auf den Nährstofftransport, wie später gezeigt wird. Während in den früheren Untersuchungen über den Einfluß des osmotischen Druckes des Außenmediums meistens die Aufnahme jeweils nur eines einzelnen Kations (K, Rb, Ga) oder Anions (PO_4 , SO_4) verfolgt wurde, wurde in kurzfristigen Versuchen aber auch in dem nachstehend beschriebenen langfristigen Wasserkulturversuch die Aufnahme mehrerer Nährstoffe miteinander verglichen. Im Hinblick auf praktische Verhältnisse erscheinen diese Untersuchungen von Interesse zu sein.

III. Einfluß verschiedener Osmotika und einiger Umweltfaktoren auf Transpiration, Ertragsbildung und Nährstofftransport bei Getreidepflanzen

A. Der Einfluß verschiedener Osmotika auf Transpiration, Gewichtszunahme und Nährstoffabgabe bei jungen Gerstenpflanzen

1. Methodik

a) Versuchsmaterial und Anzucht der Pflanzen

Die Untersuchungen über Nährstoffaufnahme und -abgabe wurden in älteren Arbeiten mit intakten Pflanzen durchgeführt, die auf natürlichen Böden angezogen wurden (SUTCLIFFE 1962). Der Boden selbst ist aber ein sehr kompliziertes System, und Pflanzen, die in diesem Medium herangezogen werden, können bei einem Wechsel des Mediums eine Beschädigung des Wurzelwerkes, insbesondere der feinen Wurzelhaare, erfahren. Um das Untersuchungsverfahren zu vereinfachen und einen krassen Wechsel zwischen Anzucht- und Versuchsmedium zu vermeiden, zieht man bei physiologischen Untersuchungen das Pflanzenmaterial besser in Wasserkultur an. Auf diese Weise wird eine schnelle und einwandfreie Übertragung der Pflanzen aus der Anzuchtlösung in die Versuchslösung gewährleistet. Es wurden daher für alle kurzfristigen Untersuchungen, die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt wurden, die Pflanzen in Wasserkultur angezogen. Alle Versuche wurden mit acht Tage alten Gerstenkeimlingen der Sommergerstensorte 'Firlbecks Union' durchgeführt.

Die Gerstenkörner wurden gründlich mit Wasser gewaschen und 24-30 Std. im Dunkeln vorgekeimt. Das geschah in Untersätzen für Mitscherlichgefäße zwischen feuchtem Filterpapier, das während dieser Zeit ein- bis zweimal angefeuchtet wurde. Jeweils 400-500 gekeimte Körner wurden auf einem auf eine Plastikwanne gespannten Kunststoffnetz ausgelegt, wobei die Wanne, jeweils dem Versuch entsprechend, mit 10 Liter

Leitungswasser, destilliertem Wasser oder Nährlösung gefüllt war. Die Körner wurden so mit angefeuchtetem Filterpapier bedeckt, daß dieses mit beiden Enden in die Lösungen hineintauchte. Das Papier bleibt durch Saugkraft feucht und versorgt die Keimlinge mit Wasser. Die Altersbestimmung rechnet von dem Tag an, an dem die gekeimten Körner auf das Kunststoffnetz übertragen wurden. Um das gesunde Wachstum der Pflanzen zu fördern, wurde die Nährlösung mit einem Aquariumbelüfter belüftet. Das Einführen kleiner Schaungummistückchen in die in die Gefäße hängenden Luftschläuche und das entsprechende Regulieren des Luftstromes mit Klemmen an den einzelnen Schlauchverzweigungen ermöglichte es, mit einem einzigen Belüfter in mehreren Gefäßen eine kontinuierliche und gleichmäßige Dauerbelüftung zu erzielen. Wenn die Sprosse das Filterpapier nach oben drückten, was in der Regel drei Tage nach dem Aufbringen auf das Netz der Fall war, wurde es entfernt. Die Wurzeln waren dann genügend stark entwickelt, um die Keimlinge mit Wasser zu versorgen.

Diese Anzucht fand in einem für diese Zwecke zur Verfügung stehenden Raum statt, der künstlich belichtet war. Die Wachstumsbedingungen im Pflanzenanzuchtraum konnten bis auf die Beleuchtung, die in Höhe der Pflanzenblätter rd. 5000 Lux betrug (33 Philips Leuchtröhren TL 40 W/55) nicht völlig konstant gehalten werden. Während des Versuches standen die Pflanzen in diesem künstlich belichteten und temperaturkontrollierten Raum mit einem Tag-Nacht-Rhythmus von 12 : 12 Std. Die Belichtung dauerte von 7⁰⁰ - 19⁰⁰ Uhr. Während dieser Zeit betrug die Temperatur 20 - 22° C, die relative Luftfeuchtigkeit 40 - 45 %. In der Dunkelperiode erfolgte ein allmähliches Absinken der Temperatur auf 15 - 18° C, dabei stieg die relative Luftfeuchtigkeit entsprechend an.

Bei der Anzucht der Versuchspflanzen ist noch auf folgende Punkte zu achten:

1. Das Wasser in den Schalen soll gerade bis an die Netze reichen, und diese nicht berühren. Die jungen Keimlinge können sich so in einer mit Wasserdampf gesättigten sauer-

stoffreichen Atmosphäre gut entwickeln. Der Wasserspiegel darf weder zu hoch noch zu tief sein. Ist der Wasserspiegel zu hoch, so erfolgt ein sehr ungleichmäßiges Wachstum und ein mehr oder weniger starker Pilzbefall. Ist der Wasserspiegel zu tief, werden die Wurzeln von oben trocken und bekommen eine braune Farbe. Wurzeln und Sprosse zeigen dann einen kümmerlichen Wuchs. Deswegen ist es sehr wichtig, den Wasserspiegel konstant hoch zu halten, und den Verlust an Wasser oder Nährlösung durch Verdunstung täglich auszugleichen.

2. Es hat sich im Laufe der Zeit herausgestellt, daß das Verhältnis Pflanzenzahl/Nährlösungsvolumen für das Wurzelwachstum sehr wichtig ist. In den meisten Versuchen wurden 300 - 400 Pflanzen auf einem Netz über einer Wanne (30 x 30 x 13) mit ca 10 Liter Lösung angezogen. Bei höherer Pflanzenzahl wird die Herausnahme der Pflanzen erschwert, und die Wurzeln werden beim Herausziehen beschädigt. Diese Art der Anzucht junger Gerstenpflanzen hat den großen Vorteil, daß pro Gefäß eine beträchtliche Anzahl von sehr gleichmäßig entwickelten und gesunden Pflanzen, meistens 300 - 400 Stück, erhalten wird.

b) Nährstoffbestimmung im Pflanzenmaterial

Zur Ermittlung der Ionenabgabe wurde das lufttrockene Pflanzenmaterial in Porzellantiegeln bei 550° C über Nacht trocken verascht. Nach dem Abkühlen wurde die Asche mit aqua dest. angefeuchtet, mit 5 ml 2,5 n HCl versetzt, mit heißem aqua dest. durch Weißband in 100 ml-Kölbchen filtriert, abgekühlt und bis zur Marke aufgefüllt. Aus dieser Lösung wurden 50 ml für die Kationenbestimmung und der andere Teil für die P-Bestimmung verwendet.

c) Flammenphotometrische Bestimmung von Kationen

Das Filtrat enthält neben Cl noch mehrere Anionen, von denen besonders das Phosphat- und das Silikat-Ion das Emissionsverhalten der Elemente K, Ca und Mg beeinflussen können. Neben anderen Autoren haben auch SCHARRER und MENGEL (1958 und 1960) festgestellt, daß die Anionen Phosphat und Sulfat bei der flammenphotometrischen Messung von Ca störend wirken. Mit Hilfe eines Kationenaustauschers wurden diese entfernt (LEWATIT 3 100/157 der Fa. Bayer, Leverkusen). Der Ionenaustauscher ist ein Hilfsmittel in der analytischen Praxis und wird seit etwa 1950 immer häufiger angewandt, da er neue Möglichkeiten in der Ionentrennung insbesondere im Mikrobereich bietet. Einzelheiten über die flammenphotometrische Bestimmung von K, Ca und Mg sind bei HEILENZ, HÖFNER und NEUMANN (1966) angegeben. Die Phosphatbestimmung erfolgte nach KURMIES (1955) und die Messung durch ein Spektralphotometer (Elko II der Fa. Zeiss-Opton). Die Stickstoffbestimmung in der Pflanzensubstanz wurde nach KJELDAHL mittels eines automatischen Destillationsapparates der Fa. Büchi ausgeführt.

2. Der Einfluß verschiedener organischer Osmotika auf die Kali-Abgabe (Efflux) von abgeschnittenen Gerstenwurzeln nach ein-, zwei- und dreistündiger Einwirkung des Osmotikums

Verschiedentlich wurde festgestellt, daß lebende Pflanzenwurzeln Nähr-Ionen an das Außenmedium abscheiden (MICHAEL und MARSCHNER 1958; EMMERT 1959 und 1961; MARSCHNER und MICHAEL 1960). Nach HOWLAND (1942) geben Gerstenwurzeln an aqua dest. geringe Mengen an K^+ ab. HELDAR (1958) berichtet, daß junge Gerstenwurzeln Rb^+ an das Außenmedium abgeben. In den letzten Jahren haben zahlreiche an pflanzlichen Geweben durchgeführte Untersuchungen gezeigt, daß der Ionenabgabe an das Außenmedium (Efflux) eine größere Bedeutung zukommt, als man früher annahm (FITMAN 1963; MARSCHNER 1964; MENGEL 1964; JACKSON und STIEF 1965;

MENGEL und SCHNEIDER 1965; JACKSON und EDWARDS 1966; MARSCHNER und MENGEL 1966; ETHERTON 1967; HIATT und LOWE 1967; MARSCHNER und SCHAFARCZYK 1967). Die meisten Autoren interpretieren diesen Ionenefflux als passiven Vorgang, als einen Prozeß, der dem elektrochemischen Gradienten entspricht und damit eine Diffusion darstellt. Mit zunehmendem Gehalt der Zellen bzw. des Gewebes an Ionen gewinnt die Wiederabgabe von Ionen an das Außenmedium (Efflux) an Bedeutung (BRIGGS 1957; MICHAEL und MARSCHNER 1958; OERTLI 1964; SCHAEDELE und JACOBSON 1966). Bei hohem K^+ -Gehalt des Wurzelgewebes kommt es z.B. bei Untersuchungen der K^+ -Aufnahme neben dem Influx von K^+ in die Wurzel gleichzeitig zu einem Efflux von K^+ aus der Wurzel (MENGEL 1964; JACKSON und STIEF 1965; MENGEL und SCHNEIDER 1965). Es spielen sich somit Umtauschvorgänge zwischen den bereits im Gewebe vorhandenen und den neu aufgenommenen Ionen ab, und es gibt auch einen Austausch zwischen aufgenommenen Ionen und vorhandenen Ionen im Außenmedium. Die Abgabe (Efflux) von Ionen aus den Wurzeln in eine Außenlösung ist von verschiedenen Innen- und Außenfaktoren abhängig, wie Licht, Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Alter der Pflanze, Ionengehalt und osmotischem Wert der Nährmedien. Viele Autoren haben sich bei Efflux-Untersuchungen radioaktiv markierter Salze bedient. In der vorliegenden Arbeit soll jedoch die Abgabe von Ionen durch Pflanzen vorwiegend mit Hilfe von nicht markierten Stoffen festgestellt werden. Viele Wissenschaftler bevorzugten für die Untersuchung der Salzaufnahme und -abgabe abgeschnittene Wurzeln. Die isolierte Wurzel als Untersuchungsobjekt ist hierbei einfacher als die intakte Pflanze, da der die Verhältnisse komplizierende Einfluß des Sprosses auf die Aufnahme durch die Wurzeln ausgeschaltet wird.

Im vorliegenden Versuch wurden die Zusammenhänge zwischen verschiedenen Osmotika und der K-Abgabe (Efflux) innerhalb eines Zeitraumes von ein bis drei Stunden untersucht und zwar an abgeschnittenen Gerstenwurzeln.

Versuchsdurchführung: Die Gerstenpflanzen wurden nach der vorher beschriebenen Methode angezogen, unter Verwendung einer hierfür

von MENGEL (1964) angegebenen Nährlösung. Nach drei Tagen wurde das Wasser gegen eine 2 mmol CaSO_4 -Lösung ausgetauscht. Zwei Tage später wurde diese für den K-Aufnahme-Versuch durch eine Lösung mit 2 mmol KNO_3 + 0,25 mmol $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ ersetzt. Am sechsten Tag zeigten die Wurzeln eine braune Farbe und die Pflanzen einen kümmerlichen Wuchs. Das bestätigte sich in mehrmaligen Versuchen. Nach Ersatz der 2 mmol CaSO_4 -Lösung durch eine 2 mmol CaCl_2 -Lösung konnten dann gesunde Pflanzen herangezogen werden.

Nach acht Tagen, unmittelbar vor Versuchsbeginn, wurden die Wurzeln gesunder Pflanzen abgeschnitten, fünfmal mit aqua dest. auf einer Absaugnutsche gründlich gewaschen und in Proben von je 1 g Frischgewicht eingeteilt. Es wurde immer die gesamte Wurzel verwendet.

Die Proben von je 1 g abgeschnittener Wurzeln blieben zwölf Stunden lang in 25 ml 2 mmol KNO_3 + 0,25 mmol $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ als Aufnahmelösung. Danach wurden sie auf einer Absaugnutsche gewaschen, um K^+ aus dem "free space" zu entfernen und ein, zwei und drei Stunden in die folgenden Lösungen gebracht:

1. 0,02 mol CaCl_2 (als Austauschlösung)
2. 0,02 mol CaCl_2 + 0,3 mol Mannit
3. 0,02 mol CaCl_2 + 0,3 mol Fruktose
4. 0,02 mol CaCl_2 + 0,3 mol Glukose
5. 0,02 mol CaCl_2 + 0,3 mol Rohrzucker
6. 0,02 mol CaCl_2 + 0,3 mol Lutrol.

Anschließend wurden die Wurzeln fünfmal gewaschen, bei 105°C im Trockenschrank getrocknet und dann im Muffelofen bei 550°C in Porzellantiegeln verascht. Die Asche wurde mit aqua dest. angefeuchtet, mit 5 ml 2,5 n HCl aufgenommen, mit heißem aqua dest. durch Weißbandfilter in 50 ml-Kölbchen abfiltriert, gekühlt und bis zur Marke aufgefüllt. Kalium wurde sowohl in der Aschenlösung als auch in den Austauschlösungen mit verschiedenen Osmotika flammenphotometrisch bestimmt (Tab. 1 und 2).

T a b e l l e 1

K-Abgabe (mg/g Fr. Wurzeln) durch abgeschnittene Gerstenwurzeln während ein-, zwei- und dreistündiger Verweildauer in verschiedenen Osmotika (Mittelwert aus 2 Versuchen mit je 5 Wiederholungen)

Behandlung	1 h		2 h		3 h	
	mg	rel.	mg	rel.	mg	rel.
0,02 mol CaCl_2	0,178	100	0,210	100	0,225	100
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Mannit	0,208	116,8	0,219	104,2	0,213	94,6
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Fruktose	0,205	115,3	0,216	102,8	0,211	93,8
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Glukose	0,214	120,2	0,221	105,2	0,217	96,4
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Rohrhz.	0,212	119,1	0,224	106,6	0,218	96,8
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Lutrol	0,228	128,1	0,241	114,7	0,239	106,2

T a b e l l e 2

K-Gehalte (mg/g Fr. Gew.) abgeschnittener Gerstenwurzeln nach ein-, zwei- und dreistündiger Verweildauer in Lösungen verschiedener Osmotika (Mittelwert aus 2 Versuchen mit je 5 Wiederholungen)

Behandlung	1 h		2 h		3 h	
	mg	rel.	mg	rel.	mg	rel.
0,02 mol CaCl_2	1,39	100	1,36	100	1,34	100
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Mannit	1,36	97,8	1,35	99,2	1,35	100,7
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Fruktose	1,35	97,1	1,34	98,5	1,34	100,0
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Glukose	1,34	96,4	1,35	99,2	1,34	100,0
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Rohrhz.	1,34	96,4	1,34	98,5	1,33	99,2
0,02 mol CaCl_2 +						
0,3 mol Lutrol	1,32	94,9	1,30	95,5	1,31	97,7

Es sei darauf hingewiesen, daß es sich bei den Werten in den Tabellen 1 und 2 um Mittelwerte aus jeweils zwei nacheinander durchgeführten Versuchen handelt, von denen jeder mit fünf Parallelreihen zu je 1 g abgeschnittener Wurzeln angesetzt wurde. Die angegebenen Werte sind somit Mittelwerte aus 10 Einzelwerten.

Wie aus Tab. 1 ersichtlich, steigt die K-Abgabe bei CaCl_2 in der Austauschlösung im Verlauf der drei Stunden an, während die K-Abgabe bei den fünf verschiedenen Osmotika + CaCl_2 als Austauschlösung von der ersten bis zur zweiten Stunde zunimmt und nach drei Stunden konstant bleibt, bzw. die Tendenz des Abfallens zeigt. Aus diesem Versuch geht hervor, daß die geprüften Osmotika die K-Abgabe aus Wurzeln erhöhen. Die Untersuchung der Austauschlösung (Tab. 1) zeigt dies deutlicher als die Untersuchung der Wurzeln der Versuche nach Versuchsende (Tab. 2), da das aus den Wurzeln ausgetretene Kalium nur einen geringen Teil des ursprünglich in der Wurzel enthaltenen Kaliums ausmacht. Diese vermehrte Abgabe erfolgt größtenteils in der ersten Stunde. Es bestehen keine großen Unterschiede zwischen Mannit, Fruktose, Glukose und Rohrzucker, wohl aber besteht eine deutliche Differenz zwischen diesen Zuckern einerseits und Lutrol andererseits, indem bei Lutrol eine deutlich höhere K-Abgabe zu allen drei Zeitpunkten zu verzeichnen war.

Es wurde daher bei den weiteren Untersuchungen Lutrol sowie Glukose + Fruktose im Verhältnis 1 : 1 gemischt verwendet.

Abgeschnittene Wurzeln werden nicht von allen Autoren als besonders ideales Versuchsmaterial betrachtet, und zwar aus folgenden Gründen (SUTCLIFFE 1962):

1. Bei abgeschnittenen Wurzeln fällt die wichtige Rolle, die der Sproß bei der Nährstoffaufnahme und -abgabe möglicherweise spielt, außer acht (JENSEN 1962 und 1964).
2. Das Abschneiden der Wurzeln kann ihren physiologischen Zustand so verändern, daß eine Beeinflussung des Aufnahme- und Abgabeprozesses nicht auszuschließen ist.

3. Abgeschnittene Wurzeln sind nicht ein solch kompliziertes System wie die intakte Pflanze. Die Wurzel setzt sich aus meristematischen, wachsenden und reifen Zellen zusammen. Eine Interpretation der Ergebnisse auf zellularer Ebene, die mit solchem Material erreicht werden, ist nicht einfach (MAC ROBBIE et al. 1958 a und b).
4. Die Nährstoffe können durch die Zellschichten bis in die Gefäße eindringen, und beim Eintauchen der Wurzeln in die Austauschlösungen ist ein Auswandern der Nährstoffe zu den Schnittflächen der abgeschnittenen Enden möglich.

Viele Autoren haben nachgewiesen, daß ein Austritt der Nährstoffe sowohl bei abgeschnittenen Wurzeln als auch bei intakten Pflanzen vorkommt (BRIGGS 1957; MICHAEL und MARSCHNER 1958; EMMERT 1959 und 1961; MARSCHNER und MICHAEL 1960; MENGEL 1961, 1962, 1963 und 1964; MARSCHNER 1964; OERTLI 1964; LINSER 1965; MENGEL und SCHNEIDER 1965; SCHAEDELE und JACOBSON 1966; MARSCHNER und SCHAFARCZYK 1967).

3. Einfluß zweier organischer Osmotika (Glukose + Fruktose und Lutrol) auf Transpiration, Nährstoffabgabe und Gewichtszunahme bei intakten jungen Gerstenpflanzen in Licht und Dunkelheit

Über den Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die Nährstoffaufnahme liegen in der Literatur bereits zahlreiche Untersuchungen vor. So fanden LINSER und FARRAHI-ASCHTIANI (1965), daß Pflanzen, die vorher im Licht gestanden hatten, gegenüber den etiolierten Pflanzen eine etwas erhöhte Gesamtaufnahme der Kationen K^+ und Ca^{++} , nicht aber an Anionen (Phosphat) aufzuweisen hatten. ARISZ (1962) konnte nachweisen, daß Blattstreifen von Vallisneria, die vorher dem Licht ausgesetzt waren, mehr Cl^- aufnahmen und transportierten als Blattstreifen, die vor Aufnahme im Dunkeln gehalten wurden. Eine Behinderung der Phosphataufnahme bei Maispflanzen durch eine vorangegangene Verdunkelung wurde durch HELDER (1953) festgestellt. RUSSELL und SHORROCKS (1959) konnten dagegen keine Behinderung der Rb- und P-Aufnahme an jungen Gersten- und Sonnenblumenpflanzen feststellen, wenn die Versuchspflanzen vorher 24 Stunden im Dunkeln gestanden hatten. Auch ANDEL et al. (1950) stellten bei Licht einen Anstieg der Kalium- und Phosphorsäureaufnahme, bei Verdunkelung einen Abfall fest. Dieser Abfall konnte durch Zugabe von 2 % Traubenzucker zum Nährmedium aufgehoben werden. Während also über die Beziehungen zwischen Belichtung und Nährstoffaufnahme eine ganze Reihe von Arbeiten vorliegen, sind Untersuchungen, die sich mit dem Einfluß verschiedener Osmotika auf Ionenabgabe und Transpiration bei unterschiedlicher Belichtung befassen, nicht bekannt. Das gab den Anlaß zu den folgenden Untersuchungen:

Die Anzucht der Pflanzen erfolgte wie oben beschrieben. Im Gegensatz zu den vorangegangenen Untersuchungen wurde bei diesen und den folgenden Versuchen 2 mmol KNO_3 , 1 mmol $MgCl_2$ und 1 mmol $Ca(H_2PO_4)_2$ als Nährlösung gegeben, die im folgenden als "volle Nährlösung" bezeichnet wird.

Das Leitungswasser wurde nach drei Tagen durch die halbkonzentrierte "volle Nährlösung" ersetzt, und einen Tag später erhielten die Pflanzen die "volle Nährlösung".

Versuchsdurchführung: Am siebten Tag wurden gesunde und gleichmäßige Pflanzen ausgesucht und das Endosperm entfernt, da wir festgestellt hatten, daß vorwiegend das Endosperm für die individuellen Unterschiede der Einzelpflanzen verantwortlich ist. Die Entfernung des Endosperms ist zwar sehr zeitraubend, führt aber zu einer verblüffend guten Übereinstimmung der Wiederholungen.

Ein Versuchsglied setzt sich aus drei Parallelen zu je 25 Pflanzen zusammen. Die Pflanzen wurden zur Gewöhnung an die veränderten Verhältnisse einen Tag vorher in eine am Abend erneuerte Nährlösung gegeben.

Am achten Tag wurden die Wurzeln der Pflanzen gründlich gewaschen und in die verschiedenen Nährlösungen gebracht. Als Kontrolle dienten dreimal 25 Pflanzen, bei denen bei Versuchsbeginn Wurzeln und Sprosse getrennt getrocknet wurden.

Anstelle von CaCl_2 wurde BaCl_2 als Austauschlösung verwendet, da auch der Ca-Gehalt der Pflanzen bei diesen Untersuchungen gemessen werden sollte.

Der erste Versuch bestand aus 12 Versuchsgliedern:

1. Versuchsreihe: 0,02 mol BaCl_2 (als Austauschlösung)
2. Versuchsreihe: 0,02 mol BaCl_2 + 0,3 mol Glukose + Fruktose
3. Versuchsreihe: 0,02 mol BaCl_2 + 0,3 mol Lutrol.

Die Pflanzen standen sechs und zwölf Stunden in den verschiedenen Lösungen und zwar sowohl im Licht als auch im Dunkeln, jeweils 25 Pflanzen in einem Becher mit 200 ml Lösung. Hierbei war die Oberfläche der Becher mit Deckeln abgedeckt, in denen die Pflanzen mit Schaumgummi gehalten wurden. Die Deckel waren mit Kitt am Becher befestigt, so daß eine H_2O -Verdunstung aus der Lösung weitgehend verhindert wurde. Zur Bestimmung des Wasserverlustes durch Transpiration wurde am Anfang und zu Ende des Versuches das Gewicht der Becher mit Pflanzen festgestellt, (Tab. 3; siehe auch Darstellung 1 im Anhang).

A b b i l d u n g 1

Reaktion der Gerstenpflanzen auf zwei verschiedene
Osmotika bei Licht und Dunkelheit



- K = 0,02 mol BaCl_2 bei Licht und Dunkelheit
I.L = 0,02 mol BaCl_2 + 0,3 mol Glukose + Fruktose bei Licht
II.L = 0,02 mol BaCl_2 + 0,3 mol Lutrol bei Licht
I.D = 0,02 mol BaCl_2 + 0,3 mol Glukose + Fruktose bei Dunkelh.
II.D = 0,02 mol BaCl_2 + 0,3 mol Lutrol bei Dunkelheit.

T a b e l l e 3

Transpiration ($\text{g H}_2\text{O}/25$ Pflanzen) von Gerstenpflanzen
nach 6- und 12-stündiger Verweildauer in Lösungen ver-
schiedener Osmotika bei Licht und Dunkelheit

(Mittelwert aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen)

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl_2	3,06	5,10	0,91	1,24
0,02 mol BaCl_2 +				
0,3 mol Glukose+Fruktose	1,90	3,03	0,73	1,18
0,02 mol BaCl_2 +				
0,3 mol Lutrol	1,44	2,50	0,51	0,93

Wie aus Tab. 3 zu ersehen ist, liegen die Gewichtsverluste durch T r a n s p i r a t i o n bei Licht viel höher als bei Dunkelheit. Die Transpirationswerte sind bei der Kontrollreihe (BaCl_2) bedeutend höher als bei Zusatz der Osmotika. Bemerkenswert ist weiter der Anstieg des Wasserverlustes innerhalb der Zeit von 6 - 12 Stunden, der sich für alle Lösungen bei Licht in stärkerem Maße als bei Dunkelheit vollzieht.

Zum äußeren Erscheinungsbild der in diesem Versuch behandelten Pflanzen ist noch folgendes zu sagen (Abb. 1): Die Kontrollpflanzen veränderten sich sowohl bei Licht als auch bei Dunkelheit nicht. In der Lutrolreihe traten nach etwa einer Stunde im Licht Welkeerscheinungen auf, die später auch bei Glukose + Fruktose zu bemerken waren, und die sich im Laufe der Zeit bei beiden Osmotika verstärkten. Im Dunkeln traten sie nur sehr geringfügig auf (in der Lutrolreihe erst nach 3 - 4 Stunden). Während des Versuchs betrug die Temperatur bei Licht $20-22^\circ \text{C}$ und bei Dunkelheit 20°C , die relative Luftfeuchtigkeit bei Licht 40-42 % und im Dunkeln etwa 45 %.

Da in mehreren vorangegangenen Testversuchen mit der gleichen Versuchsdurchführung eine Gewichtszunahme der Pflanzen festgestellt worden war, wurden auch die Pflanzen dieses Versuches in Wurzeln und Sprosse getrennt, dann zu einer genauen Bestimmung des Trockengewichtes in Wiegegläschen bei 105°C im Trockenschrank getrocknet, und, nachdem sie in einem Exsikkator erkaltet waren, gewogen.

Darstellung 2 zeigt einerseits die deutlichen Unterschiede der Gewichtszunahme zwischen den Gerstensprossen, die im Licht und denen, die in Dunkelheit behandelt wurden. Andererseits wird ein Anstieg der Gewichtszunahme in der Reihenfolge BaCl_2 , $\text{BaCl}_2 + \text{Lutrol}$ und $\text{BaCl}_2 + \text{Glukose} + \text{Fruktose}$ sowohl bei Licht als auch bei Dunkelheit ersichtlich. Der Anstieg des Gewichtes nimmt innerhalb der Versuchszeit zu, wobei das Zunahmeverhältnis der drei Reihen zueinander konstant bleibt.

Aus Tab. 4 geht hervor, daß bei den Gerstenwurzeln, im Gegensatz zu den Sprossen, bei allen drei Versuchsreihen keine beachtlichen Unterschiede in der Gewichtszunahme zwischen Licht- und Dunkel-Pflanzen vorhanden sind. Der Anstieg der Gewichtszunahme vollzieht sich hier in der Reihenfolge BaCl_2 , $\text{BaCl}_2 + \text{Glukose} + \text{Fruktose}$ und $\text{BaCl}_2 + \text{Lutrol}$. Die Werte der Tab. 4 sind noch einmal in der Darstellung 2 (Anhang) wiedergegeben. Auch HOLZAPFEL und ENGEL (1954) haben festgestellt, daß eine mit Quarzsand versetzte Glukoselösung mit O_2 -Begasung das Wurzel- und Sproßgewicht von Weizenkeimlingen in Wasserkultur fördert. Der Einfluß einer wässrigen Lösung von Glukose in Quarzsand auf die Wurzellänge und die Länge des ersten und zweiten Blattes von Haferkeimlingen wurde von SCHEFFER und SCHULZ (1959) untersucht. Die genannten Autoren fanden nach neun Tagen Versuchsdauer, daß durch Zugabe von Glukose das Wachstum der genannten Pflanzenteile gefördert wurde, was mit unseren Ergebnissen übereinstimmt.

T a b e l l e 4

Trockengewicht (mg/25 Pflanzen) von Gerstenpflanzen
nach 6- und 12-stündiger Verweildauer in Lösungen
verschiedener Osmotika bei Licht und Dunkelheit
 (Mittelwerte aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen)

S p r o ß

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	327,3	351,1	324,7	331,1
0,02 mol BaCl ₂ +	351,0	400,8	331,0	357,5
0,3 mol Glukose+Fruktose				
0,02 mol BaCl ₂ +	344,7	372,1	332,4	348,2
0,3 mol Lutrol				
Kontrolle	315,2			
Versuchsbeginn				

W u r z e l

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	93,0	93,5	92,7	92,3
0,02 mol BaCl ₂ +				
0,3 mol Glukose+Fruktose	98,6	106,3	101,0	106,0
0,02 mol BaCl ₂ +				
0,3 mol Lutrol	104,7	112,3	109,4	114,7
Kontrolle				
Versuchsbeginn	91,9			

T a b e l l e 5

mg K in 25 Gerstenpflanzen nach 6- und 12-stündiger Verweil-
dauer in Lösungen verschiedener Osmotika bei Licht und
Dunkelheit. In den Klammern die K-Gehalte (mg K/g Tr. S).

Mittelwerte aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen.

S p r o ß

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	24,2 (73,9)	24,7 (70,3)	24,7 (76,2)	24,8 (74,8)
0,02 mol BaCl ₂ +	24,7	25,1	24,6	25,4
0,3 mol Glukose+Fruktose	(70,3)	(62,6)	(74,3)	(71,1)
0,02 mol BaCl ₂ +	23,7	23,3	24,7	24,5
0,3 mol Lutrol	(68,9)	(62,5)	(74,3)	(70,5)
Kontrolle	24,3			
Versuchsbeginn	(77,0)			

W u r z e l

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	2,62 (28,2)	2,33 (24,9)	2,95 (31,8)	2,28 (23,6)
0,02 mol BaCl ₂ +	3,04	2,76	3,23	3,04
0,3 mol Glukose+Fruktose	(30,8)	(26,0)	(32,0)	(28,7)
0,02 mol BaCl ₂ +	2,31	2,44	2,63	2,59
0,3 mol Lutrol	(22,1)	(21,7)	(24,0)	(22,6)
Kontrolle	3,69			
Versuchsbeginn	(40,1)			

T a b e l l e 6

mg Ca in 25 Gerstenpflanzen nach 6- und 12-stündiger Ver-
weildauer in Lösungen verschiedener Osmotika bei Licht
und Dunkelheit. In den Klammern die Ca-Gehalte (mg Ca/g Tr.S)
 Mittelwerte aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen.

S p r o ß

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	1,30 (3,99)	1,39 (3,97)	1,32 (4,08)	1,31 (3,98)
0,02 mol BaCl ₂ +	1,33	1,39	1,31	1,36
0,3 mol Glukose+Fruktose	(3,79)	(3,48)	(3,98)	(3,82)
0,02 mol BaCl ₂ +	1,29	1,25	1,32	1,29
0,3 mol Lutrol	(3,76)	(3,36)	(3,98)	(3,70)
Kontrolle	1,30			
Versuchsbeginn	(4,13)			

W u r z e l

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	0,18 (1,81)	0,14 (1,52)	0,17 (1,86)	0,14 (1,55)
0,02 mol BaCl ₂ +	0,15	0,14	0,16	0,15
0,3 mol Glukose+Fruktose	(1,50)	(1,34)	(1,57)	(1,43)
0,02 mol BaCl ₂ +	0,12	0,11	0,13	0,13
0,3 mol Lutrol	(1,11)	(1,03)	(1,18)	(1,12)
Kontrolle	0,19			
Versuchsbeginn	(2,10)			

T a b e l l e 7

mg Mg in 25 Gerstenpflanzen nach 6- und 12- stündiger Ver-
weildauer in Lösungen verschiedener Osmotika bei Licht und
Dunkelheit. In den Klammern die Mg-Gehalte (mg Mg/g Tr. S).
 Mittelwerte aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen.

S p r o ß

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	1,11 (3,39)	1,17 (3,34)	1,11 (3,42)	1,06 (3,22)
0,02 mol BaCl ₂ +	1,10	1,13	1,09	1,10
0,3 mol Glukose+Fruktose	(3,15)	(2,83)	(3,31)	(3,07)
0,02 mol BaCl ₂ +	1,08	1,05	1,10	1,00
0,3 mol Lutrol	(3,13)	(2,83)	(3,33)	(2,88)
Kontrolle	1,08			
Versuchsbeginn	(3,44)			

W u r z e l

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	0,40 (4,31)	0,32 (3,44)	0,39 (4,20)	0,33 (3,61)
0,02 mol BaCl ₂ +	0,36	0,31	0,38	0,33
0,3 mol Glukose+Fruktose	(3,69)	(2,96)	(3,79)	(3,13)
0,02 mol BaCl ₂ +	0,31	0,28	0,32	0,30
0,3 mol Lutrol	(2,96)	(2,46)	(2,95)	(2,65)
Kontrolle	0,42			
Versuchsbeginn	(4,55)			

T a b e l l e 8

mg P in 25 Gerstenpflanzen nach 6- und 12-stündiger Ver-
weildauer in Lösungen verschiedener Osmotika bei Licht und
Dunkelheit. In den Klammern die P-Gehalte (mg P/g Tr.S.).
 Mittelwerte aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen.

S p r o ß

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	4,19 (12,8)	4,35 (12,4)	4,35 (13,4)	4,30 (13,0)
0,02 mol BaCl ₂ +	4,21	4,29	4,24	4,29
0,3 mol Glukose+Fruktose	(12,0)	(10,7)	(12,8)	(12,0)
0,02 mol BaCl ₂ +	4,20	4,17	4,25	4,18
0,3 mol Lutrol	(12,2)	(11,2)	(12,8)	(12,0)
Kontrolle	4,22			
Versuchsbeginn	(13,4)			

W u r z e l

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	0,87 (9,41)	0,80 (8,62)	0,90 (9,77)	0,81 (8,84)
0,02 mol BaCl ₂ +	0,87	0,90	0,91	0,92
0,3 mol Glukose+Fruktose	(8,89)	(8,46)	(8,98)	(8,74)
0,02 mol BaCl ₂ +	0,76	0,78	0,88	0,83
0,3 mol Lutrol	(7,30)	(7,00)	(8,05)	(7,23)
Kontrolle	1,01			
Versuchsbeginn	(11,0)			

T a b e l l e 9

mg N in 25 Gerstenpflanzen nach 6- und 12-stündiger Verweildauer in Lösungen verschiedener Osmotika bei Licht und Dunkelheit. In den Klammern die N-Gehalte (mg N/g Tr.S.). Mittelwerte aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen.

S p r o ß

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	17,8 (54,3)	18,4 (52,6)	18,7 (57,6)	18,9 (57,3)
0,02 mol BaCl ₂ +	18,2	18,5	17,9	18,9
0,3 mol Glukose+Fruktose	(52,0)	(46,1)	(54,0)	(52,5)
0,02 mol BaCl ₂ +	17,8	17,3	17,5	17,9
0,3 mol Lutrol	(51,7)	(46,6)	(52,5)	(51,3)
Kontrolle	17,8			
Versuchsbeginn	(56,6)			

Wurzel

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl ₂	2,64 (28,4)	2,59 (27,8)	2,63 (28,4)	2,79 (30,2)
0,02 mol BaCl ₂ +	2,77	2,76	2,74	2,90
0,3 mol Glukose+Fruktose	(28,1)	(26,0)	(27,1)	(27,4)
0,02 mol BaCl ₂ +	2,29	2,14	2,32	2,58
0,3 mol Lutrol	(21,9)	(19,1)	(21,2)	(22,5)
Kontrolle	2,87			
Versuchsbeginn	(31,2)			

Die Tabellen 5 - 9 zeigen die bei Versuchsende in Gerstensprossen und -wurzeln enthaltenen Mengen an den einzelnen Nährstoffen (mg/25 Pflanzen) sowie die Nährstoffgehalte (mg/g Fr.S.).

Vergleicht man die bei Versuchsende ermittelten Werte mit denen der Kontrollpflanzen zu Anfang des Versuches, so fällt auf, daß allgemein die Gehalte von Sprossen und insbesondere von Wurzeln durchweg eine Abnahme während des Versuchs erfahren haben (siehe auch Darstellungen 3-7), woraus bei oberflächlicher Betrachtung auf eine relativ starke Abgabe von Nährstoffen an das Außenmedium geschlossen werden könnte.

Errechnet man aber aus Gewicht der Pflanzenteile und ihren Gehalten die absoluten Mengen der in ihnen enthaltenen Nährstoffe, so wird deutlich, daß diese Werte während des Versuchs zumindest in den Sprossen keine nennenswerte Änderung erfahren haben, daß also eine Abgabe von Nährstoffen aus den Sprossen praktisch nicht erfolgt ist, (siehe auch Darstellungen 3a-7a). Bei den Wurzeln jedoch ist offensichtlich eine Abgabe von Nährstoffen erfolgt; die praktisch unveränderten Nährstoffmengen in den Sprossen lassen darauf schließen, daß diese Verluste in den Wurzeln in der Hauptsache durch Abgabe an das Außenmedium erfolgt sind. Dieser Efflux aus den Wurzeln war in der Lutrolreihe stets am größten und meistens in der Glukose - Fruktose-Reihe am geringsten. Fast durchweg war der Efflux bei Licht stärker als bei Dunkelheit und in den ersten 6 Stunden stärker als in den folgenden.

Der stärkere Efflux in der Lutrolreihe stimmt mit den Ergebnissen des ersten Versuchs an abgeschnittenen Gerstenwurzeln überein, bei dem ebenfalls die Lutrolreihe eine höhere K-Abgabe aufwies als die Reihen mit verschiedenen Zuckern.

Daß dagegen ein Rücktransport (Retranslocation) von Ionen aus den Sprossen in die Wurzeln vor sich geht, haben HELDER (1958) und GREENWAY et al. (1965 und 1966) mit radioaktiv markierten Nährstoffen festgestellt. HYLMÖ (1953) ist der Ansicht, daß der Rücktransport der Mineralstoffe aus den Sprossen bei der

Salztoleranz halophiler Arten von großer Bedeutung ist. Die Rückverlagerung ist bei den einzelnen Nährstoffen verschieden stark (COOIL et al. 1965; SOLOVYOV 1966). Dieser Rücktransport (Efflux aus den Sprossen) kann den Influx von Ionen aus dem Außenmedium in die Wurzeln beeinträchtigen (ALBERDA 1948; HOFFMANN 1966).

a) Aufnahme von Kohlenhydraten und ihre Bestimmung

Wie ausgeführt, wurde bei den Pflanzen, die mit Osmotika behandelt worden waren, eine Gewichtszunahme beobachtet. Es erhob sich die Frage, ob und inwieweit diese durch eine Aufnahme von Kohlenhydraten oder Lutrol selbst verursacht wurde. Man kann sich vorstellen, daß organische Osmotika mit niedrigem Molekulargewicht, wie sie Glukose und Fruktose darstellen, in die Pflanzen aufgenommen werden und so eine Gewichtszunahme herbeiführen. Mannit wurde lange als physiologisch inaktiv angesehen (COLLANDER und BARLUND 1933). Der Gebrauch einer solchen Substanz, die nicht in den Stoffwechsel einbezogen wird, wäre für Versuche über das Wasserverhältnis von Pflanzen nützlich. ORDIN et al. (1956) stellten fest, daß Mannit in den freien Raum der Wurzelzellen und später in deren Vakuolen eindringt. Über die Aufnahme von Mannit durch Pflanzenmaterial wurde dann später von DALEV et al. (1957), GROENEWEGEN und MILLS (1960), THIMANN et al. (1960) und BIDWELL und GHOSH (1962) berichtet. BURSTRÖM (1953) fand bei Knollengewebe, daß deren osmotischer Druck proportional der verwendeten Mannitkonzentration anstieg. THIMANN (1960) versuchte, diese Erscheinung auf zwei Arten zu deuten: Einerseits wäre es möglich, daß Mannit fortwährend in die Zellen eindringt, zum anderen könnte er innerhalb der Zelle sekundär zur Bildung osmotisch wirksamer Substanzen führen. Aufgrund von Untersuchungen mit ^{14}C markiertem Mannit kann man annehmen, daß dieser in die Zelle aufgenommen wird und deren osmotischen Druck erhöht. Ein Einfluß des Mannits auf den Stoffwechsel wurde von diesen Forschern jedoch nicht untersucht.

BIDWEL und GHOSH (1962) berichten, daß Mannit durch *Fucus vesiculosus*, eine Meereralge, passiv aufgenommen wird. Neuere Untersuchungen von TANNER und KANDLER (1967) mit Glukose zeigen, daß diese sowohl im Licht als auch im Dunkeln absorbiert wird. Jedoch tritt während der ersten Stunde der Aufnahme eine Verzögerung ein, die man damit begründet, daß zuerst ein Enzym geschaffen wird, das die Pflanze auf die Aufnahme der Glukose vorbereitet. Die für die Aufnahme der Glukose notwendige Energie wird, wie gezeigt werden konnte, aus der zyklischen Photo-phosphorylierung gewonnen.

Im Gegensatz dazu stellen MARSCHNER et al. (1965) die Aufnahme von organischen Osmotika in Frage. Sie sind der Ansicht, daß diese Substanzen ausschließlich osmotisch wirksam wären und nicht in den Metabolismus eingreifen. Zur Klärung der Frage, ob die bei den vorliegenden Untersuchungen als Osmotika dienende Glukose und Fruktose von den Pflanzen aufgenommen wurden, erfolgte bei den Versuchspflanzen eine *Kohlenhydratbestimmung*. Hierzu wurde eine von DIEMLER et al. (1952) vorgeschlagene Methode verwendet. Sie beruht darauf, daß Glukose und Fruktose mit Anthronreagenz (9-oxo-9,10-dihydroanthracen, $C_{14}H_{10}O$) einen stabilen gelbgrün bis grün gefärbten Komplex bilden, dessen Absorption sich bei 620 m μ quantitativ messen läßt. Der optimale Konzentrationsbereich liegt zwischen 3-30 ppm Glukose bzw. Fruktose. Das Verfahren ist also empfindlich genug, um auch relativ kleine Mengen von Kohlenhydraten bestimmen zu können. Bei der gegebenen Fragestellung kam es darauf an, den Kohlenhydratgehalt der Pflanzen zu erfassen; eine Unterscheidung, ob es sich dabei um Stärke, Saccharose, Glukose oder Fruktose handelte, war von geringerem Interesse, da die lebende Pflanze sehr schnell die genannten Verbindungen mobilisieren und für den Stoffwechsel nutzen kann. Es wurde deshalb in den Versuchspflanzen jeweils die gesamte heißwasserlösliche Menge an Glukose, Fruktose, Saccharose und Stärke bestimmt und als "potentieller Glukosegehalt" angegeben (Tab. 10; siehe auch Darstellung 8 im Anhang). Die erhaltenen Werte sind Mittelwerte aus zwei nacheinander durchgeführten Versuchen.

Im Sproß und besonders in den Wurzeln fällt die Glukose-Fruktose-Reihe durch einen stark erhöhten Gehalt von Kohlenhydraten auf, so daß mit großer Sicherheit auf eine Aufnahme von Zucker geschlossen werden kann. Während beim Sproß die höheren Werte im Licht angetroffen werden, ist es bei den Wurzeln umgekehrt. Bei den Wurzeln wird deutlich, daß sich die Kohlenhydrataufnahme vorwiegend in der ersten Versuchshälfte vollzogen hat, bei den Sprossen kommt das nicht so klar zum Ausdruck.

In der Kontroll- und in der Lutrolreihe zeigen die Kohlenhydratgehalte in der Wurzel sowohl bei Licht als auch im Dunkeln eine abfallende Tendenz mit zunehmender Versuchsdauer.

Diese Ergebnisse stimmen bezüglich der Kohlenhydrataufnahme mit denen von TANNER und KANDLER (1967) überein und auch mit der Meinung von WALLACE (1963), daß steigende äußere Mannitkonzentrationen einen stärkeren Transport zu den Blättern verursachen. Ein Anstieg des Zuckergehaltes im Zellsaft und ebenfalls seines osmotischen Druckes bei Trockenheit wurde schon früher im Freiland und im Gefäßversuch nachgewiesen (ROSA 1921; ILJIN 1927 und 1928; VASSILJRV et al. 1936; CLEMENTS 1937; MILLER 1939; JULANDER 1945; u.a.). Die Ursache für die Erhöhung des Gehaltes an löslichen Kohlenhydraten in der Zelle kann in einer verstärkten photosynthetischen Tätigkeit oder in einer Umwandlung unlöslicher Kohlenhydrate in lösliche bestehen. Ebenso liegen zahlreiche Beobachtungen vor über die Umwandlung von Stärke in Zucker bei Trockenheit bzw. beim Welken (LUNDEGARDH 1914; NEGER 1915; MOLISCH 1921; HORN 1923; AHRENS 1924; ILJIN 1927; MENRICI 1945 u.a.).

T a b e l l e 10

Kohlenhydratgehalt (10^{-7} mol Glukose/g Fr.S.) junger Gerstenpflanzen nach 6- und 12-stündiger Verweildauer in Lösungen verschiedener Osmotika bei Licht und Dunkelheit.
Mittelwerte aus 2 Versuchen mit je 3 Wiederholungen.

S p r o ß

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl_2	20,4	22,8	20,9	18,1
0,02 mol BaCl_2 +	37,1	46,2	27,5	36,3
0,3 mol Glukose+Fruktose				
0,02 mol BaCl_2 +	23,5	26,7	18,9	18,4
0,3 mol Lutrol				
Kontrolle	18,9		21,9	
Versuchsbeginn				

W u r z e l

Behandlung	Licht		Dunkelheit	
	6 h	12 h	6 h	12 h
0,02 mol BaCl_2	8,3	7,1	8,4	7,1
0,02 mol BaCl_2 +	46,1	54,1	58,8	61,6
0,3 mol Glukose+Fruktose				
0,02 mol BaCl_2 +	10,8	10,0	10,9	9,9
0,3 mol Lutrol				
Kontrolle	11,3		10,7	
Versuchsbeginn				

Für die Änderung des osmotischen Wertes durch enzymatische Umwandlung von Stärke in Zucker und den umgekehrten Vorgang spielen die S c h l i e ß z e l l e n, deren osmotisch bedingte Volumenschwankungen zum Öffnen und Schließen der Stomata führen, eine Rolle (MOHL 1856; ILJIN 1915).

Durch Enzymtätigkeit wird die Stärke, die in den Schließzellen vorhanden ist, bei Licht in Zucker umgewandelt. In dem vorliegenden Versuch ist der hohe Kohlenhydratgehalt der Sprosse, die im Licht wuchsen, wohl zum Teil darauf zurückzuführen.

Durch Zugabe eines Osmotikums steigt der osmotische Wert des Außenmediums und als Folge davon der osmotische Wert der Schließzellen. Diese Steigerung des osmotischen Wertes der Schließzellen bedingt eine Wasseraufnahme, die zu einer Volumenvergrößerung dieser Zellen führt, worauf sich aufgrund ihres anatomischen Baues die Spalten öffnen. Die Spalten schließen sich bei Dunkelheit und Wassermangel.

b) Aufnahme von Lutrol und seine Bestimmung

Polyäthylenglycol (PEG) mit der allgemeinen Formel $\text{HOCH}_2(\text{OCH}_2\text{CH}_2)_n\text{OH}$ und einem Molekulargewicht von 300-20 000 ist in der englischen Literatur unter dem Namen *K a r b o w a x* bekannt und wird von der Badischen Anilin- und Soda-Fabrik (BASF) in Ludwigshafen unter der Bezeichnung *L u t r o l* in den Handel gebracht. Dieses Osmotikum wird in neuerer Zeit zur Erhöhung des osmotischen Wertes der Nährlösung bei Untersuchungen zur Einschränkung der Transpiration und bei Versuchen, die sich mit Fragen der Nährstoffaufnahme und -abgabe sowie des Nährstofftransportes befassen, verwendet. Die Forscher, die mit diesem osmotisch wirksamen Präparat gearbeitet haben, berichten über zufriedenstellende Ergebnisse (PIRSON und SCHAEFER 1957; JANES 1961; LAGERWERFF et al. 1961 und 1961 a; JACKSON 1962; LINSER und HERWIG 1963; RUF et al. 1963; EMMERT 1964; OERTLI 1964; MARSCHNER et al. 1965; HÖFNER und HERWIG 1966; RUF et al. 1967 u.a.).

Es sei noch erwähnt, daß das PEG in der pharmazeutischen Industrie und der Kosmetik weitere Anwendungsgebiete findet. Es ist auch bekannt, daß PEG im geringen Maß akute und chronische Toxizität besitzt, wenn es von Menschen oder Tieren eingenommen oder ihnen injiziert wird (SMYTH et al. 1955).

Die oben genannten Autoren haben PEG hauptsächlich zur Erhöhung des osmotischen Wertes der Außenlösung benutzt, ein Teil hat sich jedoch auch mit dem Problem der Aufnahme beschäftigt. Über die Aufnahme von PEG liegen in der Literatur unterschiedliche Befunde vor. JANES (1961) berichtet, daß Karbowax 1540 in den Pflanzen solange nicht festgestellt wurde, bis der osmotische Druck des Außenmediums mehr als 5 Atm. betrug. Nach neuntägiger Behandlung und einem maximalen osmotischen Druck von 14,4 Atm. stellte er innerhalb des Gewebes eine Karbowax 1540-Konzentration von 0,1 % fest. JACKSON (1962) hat die Aufnahme von Karbowax nicht untersucht, er fand aber einen erheblichen Wasserverlust bei Wurzelscheiben von Betarüben, die in Karbowax eintauchten.

RUF et al. (1967) berichten, daß Karbowax 1540 in die Gefäße aufgenommen und durch die Pflanze hindurchtransportiert wird. Die Menge von Karbowax 1540, die im Pflanzengewebe nachgewiesen werden konnte, vergrößerte sich, je länger die Wurzel mit der Karbowaxlösung in Berührung stand und war auch abhängig von der Konzentration im Wurzelbereich.

Eine genaue Methodik zur Bestimmung des PEG in Pflanzen ist nicht bekannt. HYDEN (1955) hat eine turbidimetrische Methode zur Bestimmung von höheren Polyäthylenglycolen in biologischen Stoffen angegeben, die er hauptsächlich in ruminaler und abomasaler Flüssigkeit angewendet hat. Dazu sind folgende Reagenzien erforderlich:

Trichloressigsäure, 30 % mit 5 % BaCl_2 . Die Lösung wird filtriert.

Bariumhydroxid, 0,3 n

Bariumchlorid, 10 %

Zinksulfat, 5 %ige Lösung aus $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$.

Die Probe muß frei von Protein und Sulfat sein. Der meßbare Konzentrationsbereich von PEG, den man bestimmen kann, soll sich von 0,0125-0,2 mg/ml erstrecken. Nach Vorbereitung der Probe werden zu einem aliquoten Teil (z.B. 5 ml) 1 ml BaCl_2 , 2 ml $\text{Ba}(\text{OH})_2$ und 2 ml ZnSO_4 hinzugefügt.

Mit dieser Methode wurde versucht, die pflanzliche Aufnahme von Lutrol, das nach Angaben der Lieferfirma (BASF) ein Molekulargewicht von 400 besitzt, festzustellen. Zur Bestimmung wurden zuerst verschiedene Lutrolkonzentrationen angesetzt, die aber ohne weiteres nicht mehr meßbar waren. Um überhaupt eine Bestimmung von reinem Lutrol durchführen zu können, ist es notwendig, zu 5 ml Lutrolösung die Reagenzlösungen im oben genannten Mengenverhältnis hinzuzugeben. Die so erhaltene Lösung wird durch einen Blaubandfilter filtriert und 4 ml des klaren Filtrates werden in ein Reagenzglas pipettiert. 5 ml Trichloressigsäurereagenz werden hinzugefügt, und es wird einmal kurz geschüttelt. Nach Zugabe des Trichloressigsäurereagenzes in

die FeG-Lösung entsteht eine Trübung, die photoelektrisch gemessen werden kann. Die Intensität der Trübungswolke, die aus sehr fein verteilten Tröpfchen besteht, verstärkt sich bei Anwesenheit von Barium-Ionen. Die Lösung wird in eine Küvette übertragen, und es wird nach 5 min. die Trübung gemessen. Die Erfahrung zeigt, daß erst nach 4-5 minutenlangem Stehen die Meßwerte konstant bleiben. Im Gegensatz zu FeG mit höherem Molekulargewicht liegt der meßbare Konzentrationsbereich von Lutrol 400 zwischen 2-6 mg/ml.

Mit dieser Methode gelang es zwar, das von den Pflanze aufgenommene Lutrol qualitativ nachzuweisen aber nicht quantitativ zu bestimmen.

Es wird später auf diese Frage noch zurückzukommen sein.

4. Einfluß steigender Lutrolkonzentration auf Transpiration, Gewichtszunahme und Nährstoffabgabe bei jungen Gerstenpflanzen in Licht und Dunkelheit

Um die Wirkung von Lutrol näher zu beleuchten, wurde weiterhin der Einfluß desselben auf Transpiration, Gewichtszunahme und die Abgabe von verschiedenen Nährstoffen in Licht und Dunkelheit bei jungen Gerstenpflanzen untersucht. Anzucht der Pflanzen und Versuchsdurchführung entsprachen den vorangegangenen Untersuchungen. Zu Beginn des Versuches wurden als Kontrolle dreimal 25 Pflanzen abgeschnitten, Wurzeln und Sprosse getrennt, während die übrigen Pflanzen in die Lösungen unterschiedlicher Lutrolkonzentration gebracht wurden. Der Versuch bestand aus elf Versuchsreihen mit je drei Wiederholungen zu 25 Pflanzen, sowohl für Licht als auch für Dunkelheit: Die Kontrolle enthielt nur die normale Nährlösung, die weiteren Reihen Nährlösung + 0,03 - 0,06 - 0,09 - 0,12 - 0,15 - 0,20 - 0,25 - 0,30 - 0,4 und 0,5 mol Lutrol. Jeweils 25 Pflanzen wurden in einen Becher mit 200 ml Lösung gegeben, dieser mit Kitt luftdicht abgeschlossen, um die Wasserverdunstung aus der Nährlösung zu verhindern. Die gesamte Versuchsdauer betrug 12 Stunden. Zur Ermittlung des Transpirationsgrades wurde am Anfang und jeweils nach drei Stunden das Gewicht des Bechers ermittelt. Die Ergebnisse sind in Tab. 11 wiedergegeben (siehe auch Darstellung 9 im Anhang). Es fällt zuerst der deutliche Unterschied in der transpirierten Wassermenge zwischen Licht und Dunkelheit auf. Mit steigender Lutrolkonzentration nimmt die Transpiration sowohl bei Licht als auch bei Dunkelheit ab, wobei jedoch der Abfall bei Licht absolut und relativ größer ist. Von der Konzentration 0,2 mol an verringern sich jedoch die Unterschiede. Diese Ergebnisse sind mit denen von JAMES (1961), EMMERT (1964) und MARSCHNER (1965) vergleichbar. Bei ihren Untersuchungen stellten MARSCHNER et al. fest, daß mit der Erhöhung des osmotischen Wertes der Nährlösung durch Zugabe von Polyäthylenglycol mit verschiedenen Molekulargewichten die Transpiration verringert wurde.

T a b e l l e 11

Transpiration (g H₂O) von 25 Gerstenpflanzen während
12-stündiger Verweildauer in steigenden Lutrolkonzen-
trationen bei Licht und Dunkelheit.

Konz.	Licht					Dunkelheit				
	3 h.	6 h.	9 h.	12 h.		3 h.	6 h.	9 h.	12 h.	
NL.	1,90	2,66	2,43	1,76	8,76	0,56	0,60	0,56	0,40	2,13
NL+										
0,03	1,66	1,90	1,56	1,23	6,36	0,56	0,50	0,40	0,36	1,83
NL+										
0,06	1,50	1,73	1,13	1,00	5,36	0,50	0,40	0,36	0,30	1,56
NL+										
0,09	1,20	1,06	0,86	0,86	4,00	0,46	0,36	0,33	0,30	1,46
NL+										
0,12	1,03	0,80	0,86	0,70	3,23	0,36	0,40	0,30	0,23	1,30
NL+										
0,15	0,96	0,66	0,50	0,56	2,70	0,36	0,23	0,26	0,20	1,13
NL+										
0,20	0,93	0,56	0,46	0,50	2,46	0,36	0,20	0,30	0,20	1,06
NL+										
0,25	0,83	0,53	0,53	0,56	2,46	0,30	0,26	0,26	0,20	1,03
NL+										
0,3	0,83	0,46	0,46	0,43	2,20	0,30	0,20	0,20	0,20	0,90
NL+										
0,4	0,73	0,50	0,46	0,43	2,13	0,23	0,23	0,20	0,20	0,86
NL+										
0,5	0,66	0,53	0,40	0,43	2,03	0,26	0,20	0,20	0,20	0,86

JANES fand ebenfalls, daß die Transpiration mit steigendem osmotischen Druck der Nährlösung sinkt und in der Nullreihe gegenüber Karbowax sechsmal so hoch war. Ebenso fand EMMERT, daß mit steigendem osmotischen Wert der Außenlösung, hervorgerufen durch Polyäthylenglycol, die Transpiration ungefähr linear abnahm. Über die äußeren Erscheinungen an den Pflanzen, die unter Einwirkung verschiedener Lutrolkonzentrationen im Licht standen, ist zu bemerken, daß bei höheren Lutrolkonzentrationen eine Aufhellung der grünen Farbe festzustellen war, was RUF et al. (1967) ebenfalls beobachteten. Außerdem traten Welkeerscheinungen ein:

Bei 0,3 bis 0,5 mol Lutrol setzte das Welken bereits nach einer halben Stunde an den Blattspitzen ein und wurde mit der Zeit immer deutlicher. Nach zwei bis drei Stunden knickten die meisten Pflanzen um. Bei einer Konzentration von 0,2 bis 0,25 mol trat die Welkeerscheinung erst nach ein bis eineinhalb Stunden ein, bei 0,12 bis 0,15 mol nach drei bis vier Stunden. Bei Lutrolkonzentrationen unter 0,12 mol war kein Welken festzustellen.

Im Gegensatz dazu begann die Welke der Pflanzen, die im Dunkeln standen, zeitlich später und trat erst bei einer Konzentration von 0,25 mol steigend auf. In der Nullreihe wurden von der ersten bis zur vierten Stunde Guttationstropfen festgestellt, die später nicht mehr zu bemerken waren. Aus den Abbildungen 2 und 3 sind diese Erscheinungen deutlich zu ersehen. Die Temperatur während des Versuchs betrug $20-21^{\circ}\text{C}$ und die relative Luftfeuchtigkeit 45-50 %.

Zur Ermittlung des Gewichts nach Versuchsende wurden die Wurzeln, wie vorher erklärt, auf einer Absaugnutsche zur Entfernung des Lutrols gründlich gewaschen. Die Pflanzen wurden dann in Wurzeln und Sprosse getrennt. Nach Abschneiden der Sprosse konnte festgestellt werden, daß die mit höheren Lutrolkonzentrationen behandelten Pflanzen sowohl bei Licht als auch bei Dunkelheit schlaff waren, wie es auch die Abb. 2 und 3 deutlich zeigen.

Abbildung 2

Reaktionen der Gerstenpflanzen auf verschiedene
Lutrolkonzentrationen bei Licht

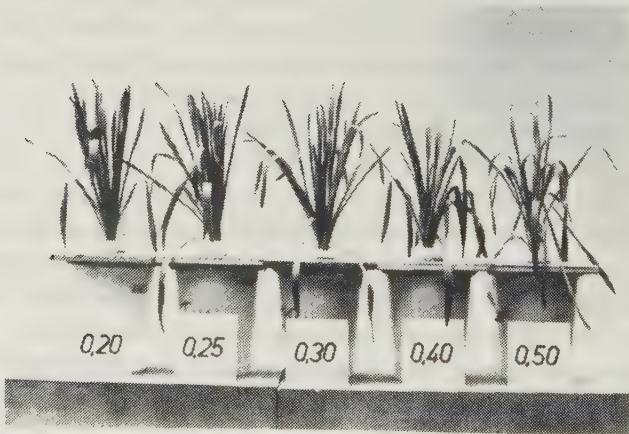
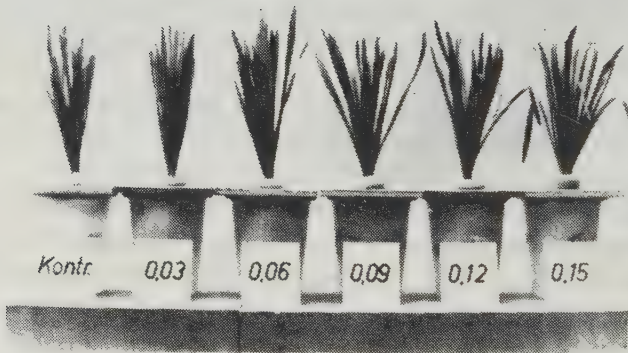
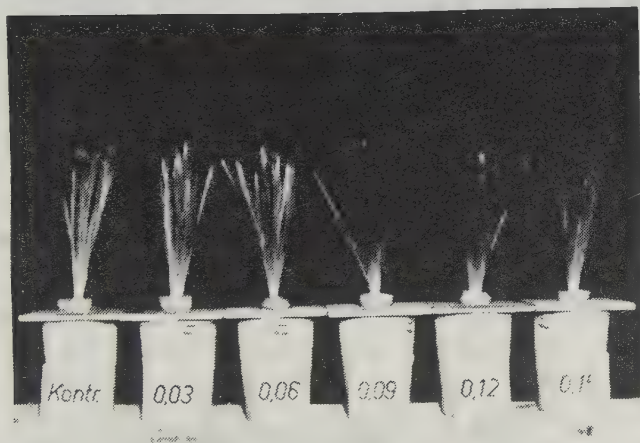


Abbildung 3

Reaktionen der Gerstenpflanzen auf verschiedene
Lutrolkonzentrationen bei Dunkelheit



Die Wurzeln und Sprosse wurden dann zu einer genauen Bestimmung des Trockengewichts in Wiegegläschen bei 105° C im Trockenschrank getrocknet, und nachdem sie in einem Exsikkator erkaltet waren, gewogen (Tab. 12 bzw, Darstellung 10 im Anhang).

Mit steigender Lutrolkonzentration trat bei Sproß und Wurzeln eine Gewichtszunahme ein. Bei den Sprossen ist der Unterschied zwischen licht- und dunkelbehandelten Pflanzen besonders groß, d.h., daß im Licht wesentlich mehr Lutrol in den Sproß verlagert wurde, sehr wahrscheinlich als Folge der erhöhten Transpiration bei Belichtung. Ein lineares Anwachsen der Trockensubstanz mit steigender Karbowax 1540-Konzentration der Nährlösung wurde auch von RUF et al. (1967) festgestellt. Zur Ermittlung der Nährstoffverlagerung wurden die Pflanzen nach der Gewichtsbestimmung nach dem bereits beschriebenen Verfahren verascht und weiter verarbeitet (Tab. 13 und 14).

Auch in diesem Versuch könnte aus der Abnahme der Gehalte an den einzelnen Nährstoffen auf eine starke Verlagerung aus dem Sproß während der 12-stündigen Versuchsdauer geschlossen werden. Die Errechnung der in den Sprossen vorhandenen Nährstoffmengen aus Gewicht und Gehalt zeigt jedoch, daß nur eine geringe Auswanderung von Nährstoffen aus den Sprossen unter dem Einfluß steigender Lutrolkonzentration im Nährmedium erfolgte. Am wenigsten war P betroffen, etwas deutlicher Ca und Mg.

T a b e l l e 12

Trockengewichte (mg/25 Pflanzen) von jungen Gerstenpflanzen
nach 12-stündiger Verweildauer in verschiedenen Lutrol-
Konzentrationen bei Licht und Dunkelheit
(Mittelwerte aus 3 Wiederholungen)

Konz.	Licht		Dunkelheit	
	Sproß	Wurzel	Sproß	Wurzel
Kontrolle (Versuchsbeg.)	344,7	93,5	351,5	94,6
NL	374,2	95,9	354,6	95,7
NL + 0,03 mol L.	377,3	96,1	356,3	98,9
NL + 0,06 mol L.	387,3	102,4	355,7	97,8
NL + 0,09 mol L.	398,4	101,1	360,3	105,5
NL + 0,12 mol L.	402,5	102,2	361,8	103,3
NL + 0,15 mol L.	403,5	104,2	358,6	106,4
NL + 0,20 mol L.	406,8	108,4	360,1	108,3
NL + 0,25 mol L.	413,6	114,8	367,4	112,8
NL + 0,3 mol L.	437,9	115,0	386,2	116,1
NL + 0,4 mol L.	448,8	117,4	399,9	122,9
NL + 0,5 mol L.	444,8	114,7	412,3	124,9

T a b e l l e 13

Absolute Mengen an einzelnen Nährstoffen (in mg) in 25
Gerstensprossen nach 12-stündiger Verweildauer in
NL + verschiedenen Lutrolkonzentrationen bei Licht
In den Klammern die Gehalte (mg/g Tr.S.)
Mittelwerte aus 3 Wiederholungen.

Konz.	K	Ca	Mg	P	N
Kontrolle	23,5	1,40	1,16	4,38	17,8
Versuchsbeg.	(68,3)	(4,08)	(3,39)	(12,7)	(51,7)
NL	26,3	1,65	1,35	4,60	18,2
	(70,4)	(4,41)	(3,61)	(12,3)	(48,6)
NL +	25,6	1,56	1,23	4,52	17,3
0,03 mol L.	(67,9)	(4,16)	(3,28)	(12,0)	(45,7)
NL +	26,0	1,51	1,26	4,64	17,8
0,06 mol L.	(67,1)	(3,91)	(3,26)	(12,0)	(46,1)
NL +	26,5	1,55	1,25	4,66	18,1
0,09 mol L.	(66,7)	(3,91)	(3,16)	(11,7)	(45,5)
NL +	26,3	1,54	1,26	4,62	18,2
0,12 mol L.	(65,4)	(3,83)	(3,15)	(11,5)	(45,4)
NL +	25,1	1,56	1,29	4,64	17,9
0,15 mol L.	(62,1)	(3,87)	(3,20)	(11,5)	(44,3)
NL +	24,7	1,54	1,24	4,55	17,5
0,20 mol L.	(60,8)	(3,79)	(3,06)	(11,2)	(43,0)
NL +	24,5	1,54	1,21	4,54	17,5
0,25 mol L.	(59,2)	(3,74)	(2,94)	(11,0)	(42,4)
NL +	25,0	1,56	1,26	4,55	17,2
0,3 mol L.	(57,1)	(3,58)	(2,88)	(10,4)	(39,3)
NL +	25,7	1,58	1,27	4,57	17,6
0,4 mol L.	(57,5)	(3,53)	(2,83)	(10,2)	(39,0)
NL +	25,0	1,51	1,22	4,4	17,2
0,5 mol L.	(56,2)	(3,41)	(2,75)	(9,9)	(38,6)

T a b e l l e 14

Absolute Mengen an einzelnen Nährstoffen (in mg) in 25
Gerstensprossen nach 12-stündiger Verweildauer in
NL + verschiedenen Lutrolkonzentrationen bei Dunkelheit
In den Klammern die Gehalte (mg/g Tr. S.)

Mittelwerte aus 3 Wiederholungen

Konz.	K	Ca	Mg	P	N
Kontrolle	25,5	1,46	1,43	4,28	18,0
Versuchsbeg.	(72,5)	(4,16)	(4,08)	(12,2)	(51,2)
NL	27,0 (76,2)	1,54 (4,37)	1,51 (4,26)	4,50 (12,7)	18,7 (52,7)
NL +	26,3	1,54	1,44	4,45	18,4
0,03 mol L.	(73,7)	(4,33)	(4,05)	(12,5)	(51,5)
NL +	26,1	1,52	1,45	4,41	17,9
0,06 mol L.	(73,3)	(4,29)	(4,09)	(12,4)	(50,3)
NL +	25,7	1,54	1,46	4,39	18,2
0,09 mol L.	(71,2)	(4,29)	(4,06)	(12,2)	(50,3)
NL +	25,6	1,50	1,43	4,45	17,8
0,12 mol L.	(70,8)	(4,16)	(3,97)	(12,2)	(49,3)
NL +	24,1	1,49	1,45	4,37	17,3
0,15 mol L.	(67,2)	(4,16)	(4,05)	(12,2)	(48,2)
NL +	24,0	1,46	1,39	4,25	17,0
0,20 mol L.	(66,7)	(4,08)	(3,87)	(11,8)	(47,2)
NL +	23,9	1,48	1,41	4,33	16,8
0,25 mol L.	(65,0)	(4,04)	(3,86)	(11,8)	(45,8)
NL +	24,9	1,52	1,46	4,47	17,5
0,3 mol L.	(64,6)	(3,95)	(3,80)	(11,6)	(45,3)
NL +	25,7	1,49	1,36	4,43	17,8
0,4 mol L.	(64,2)	(3,74)	(3,42)	(11,1)	(44,5)
NL +	25,6	1,56	1,39	4,41	17,6
0,5 mol L.	(62,1)	(3,79)	(3,38)	(10,7)	(42,6)

5. Zeitstufenversuch in 0,3 mol Lutrol mit jungen Gerstenpflanzen zur Ermittlung von Transpiration, Gewichtszunahme sowie des osmotischen Wertes des Preßsaftes und der Nährstoffabgabe im Licht

Die Pflanzen auch für diesen Versuch wurden nach der bereits beschriebenen Methode angezogen. Der Versuch setzte sich aus sechs Gliedern und der üblichen Kontrollreihe zusammen. Jedes Glied bestand aus vier Parallelen mit jeweils 25 Pflanzen, die, um die Gewichtszunahme in Abhängigkeit von der Zeit feststellen zu können, in Abständen von zwei Stunden aus der Lösung entfernt, gewaschen und geerntet wurden. Zwei Parallelen wurden getrennt und in dickwandigen, luftdicht abgeschlossenen Reagenzgläsern zur Bestimmung des osmotischen Wertes des Preßsaftes im Tiefkühlschrank aufbewahrt. Die beiden anderen Parallelen, die als Grundlage für den Nachweis der Gewichtszunahme und der Nährstoffgehalte dienten, wurden im Trockenschrank getrocknet und nach den bereits erwähnten Methoden weiterverarbeitet.

Die Ermittlung der Transpirationswerte geschah, indem die mit Kitt luftdicht abgeschlossenen Becher zu Beginn des Versuches und dann alle zwei Stunden gewogen wurden (Tab. 15 bzw. Darstellung 11 im Anhang). Es wird deutlich, daß die Transpiration im Laufe der Zeit zunahm, daß sich aber die stündliche Zunahme verringerte.

Um der Frage der Lutrolaufnahme in Abhängigkeit von der Zeit weiter nachzugehen, wurden, wie bereits angegeben, die Sprosse zur Bestimmung des osmotischen Wertes des Preßsaftes in einen Tiefkühlschrank gestellt, um die Gewebe abzutöten. Die ältere Auffassung ist, daß ein geeigneter Preßsaft zur Bestimmung seines osmotischen Wertes am besten durch Auspressen frischer Pflanzenteile unter genühendem Druck zu erhalten sei. Es hat sich aber gezeigt, daß genauere Ergebnisse durch vorheriges Abtöten der Gewebe erreicht werden. DIXON und ATKINS (1913) waren die ersten, die darauf hingewiesen haben, daß die Werte des Preßsaftes von lebenden Geweben viel niedriger sind, als

die Werte von zuvor abgetöteten Geweben. Wiederholtes Auspressen von lebendem Gewebe gibt jedesmal immer höhere Werte - ein Zeichen, daß eine konzentrierte Lösung in den Zellen verbleibt. Tötet man dagegen die Gewebe vor dem Pressen ab, so ist es erstens sehr viel leichter, größere Mengen von Preßsaft zu gewinnen, und zweitens bleibt die Konzentration desselben bei wiederholtem Auspressen konstant, wobei sie fast immer bedeutend höher liegt als beim Preßsaft aus lebenden Geweben. Wenn es somit feststent, daß der Preßsaft aus abgetöteten Pflanzenteilen eher der Zellsaftkonzentration in der Zellvakuole entspricht als der aus lebenden Pflanzenteilen, so fragt es sich doch, welche Abtötungsart die geringsten Veränderungen im Zellsaft hervorruft und die genauesten osmotischen Werte des Preßsaftes liefert.

Geprüft und von verschiedenen Autoren (DIXON und ATKINS 1913; GORTNER und HARRIS 1914; LEWIS und TUTTLE 1920; MEYER 1928; WALTER 1951 und 1960) angewandt sind bisher folgende Verfahren:

1. Zerkleinern der Pflanzenteile mit einer Fleischmaschine zu einem feinen Brei;
2. Abtöten durch giftige Dämpfe (Chloroform, Äther, Toluol);
3. Rasches Trocknen nach vorherigem Abwiegen, Pulverisieren und Anrühren des Pulvers mit der beim Trocknen verlorenen Wassermenge;
4. Abtöten durch Gefrieren mit Eis-Salzgemischen, fester Kohlensäure oder flüssige Luft
5. Abtöten durch Erhitzen auf 100° C in einem geschlossenen Gefäß.

Die am häufigsten angewendete Methode ist das Abtöten durch rasches Gefrieren der Gewebe, wobei jedoch die Enzyme nicht zerstört werden. Das Gefrieren kann mit verschiedenen Mitteln durchgeführt werden.

Das eigene Material wurde, wie oben erwähnt, in einem Tiefgefrierschrank abgetötet; kurz vor der Messung wurden dann die dickwandigen, die Sprosse enthaltenden verschlossenen Reagenz-

gläser in heißes Wasser gestellt, so daß Wasser weder eindringen noch entweichen konnte. Der durch Auspressen mit einem Glaspistill erhaltene Preßsaft wurde mittels der kryoskopischen Methode gemessen (s. Tab. 16 bzw. Darstellung 11 im Anhang). Es zeigt sich, daß die osmotischen Werte mit zunehmender Versuchsdauer ständig anstiegen, was mit hoher Wahrscheinlichkeit auf die Lutrolaufnahme zurückzuführen sein dürfte.

Tabelle 17 enthält die Ertragswerte für Wurzeln und Sprosse (s. auch Darstellung 12 im Anhang). Das Gewicht der Wurzeln und Sprosse nahm mit fortschreitender Versuchsdauer zu.

In den einzelnen Zeitstufen verlief die Zunahme aber nicht linear, wie z.B. bei Sprossen, bei denen man von einer echten Gewichtszunahme sprechen kann (0-6 h ca 6 %; 6-10 h ca 14 %). Diese Daten korrelieren mit dem osmotischen Wert des Preßsaftes, denn bei beiden Werten ist nach sechs Stunden ein verstärkter Anstieg zu verzeichnen.

Auch in diesem Versuch sinken mit zunehmender Versuchsdauer die Gehalte der Gerstensprosse z.T. sehr stark ab, so besonders im Falle des Kaliums, des Magnesiums und des Stickstoffes (Tab. 18). Trotzdem kann kaum von einer Verlagerung von Nährstoffen aus dem Sproß in die Wurzel oder das Außenmedium gesprochen werden. Mit Sicherheit gilt das für Ca und P, aber wahrscheinlich auch für N, wo nach 10 Std. Versuchsdauer sogar eine leichte Zunahme im Sproß gefunden wurde. Im Falle des Kaliums und Magnesiums kann eine geringfügige Abwanderung aus dem Sproß nicht ausgeschlossen werden, wenn auch bei der Ernte nach 10 Stunden fast kein Verlust an K und Mg festzustellen war.

In den Wurzeln wurde lediglich Gesamt-N bestimmt. Hier sind aber die kontinuierlichen Abnahmen des N-Gehaltes mit fortschreitender Versuchsdauer so stark, daß auch unter Berücksichtigung des steigenden Wurzelgewichtes man eine sichere Auswanderung von N in das Außenmedium annehmen muß.

T a b e l l e 15

Transpiration (g H₂O) von 25 Gerstenpflanzen nach 2-12-
stündiger Verweildauer in NL + 0,3 mol Lutrol im Licht

	2 h.	4 h.	6 h.	8 h.	10 h.	12 h.
	0,57	0,97	1,35	1,62	1,97	2,27

T a b e l l e 16

Osmotische Werte (Atm. und relativ, Kontrolle = 100) des
Preßsaftes von Gerstensprossen nach 2-12-stündiger Verweil-
dauer in NL - 0,3 mol Lutrol im Licht

Zeit	Kontr. 0 h.	2 h.	4 h.	6 h.	8 h.	10 h.	12 h.
Atm.	7,4	8,9	9,2	9,7	10,6	11,0	12,2
%	100	119,5	123,4	129,9	141,9	148,4	150,8

T a b e l l e 17

Gewichte (mg Tr. S.) von 25 Gerstenpflanzen nach 2-12-stündiger
Verweildauer in NL + 0,3 mol Lutrol im Licht

Zeit	Kontr. 0 h.	2 h.	4 h.	6 h.	8 h.	10 h.	12 h.
Sproß	368,8	373,8	385,7	389,5	427,8	441,8	437,9
Wurzel	105,5	112,2	115,6	120,6	124,0	121,8	123,2

T a b e l l e 18

Nährstoffmengen (mg/25 Pflanzen) in Gerstensprossen
nach 2-12-stündiger Verweildauer in NL + 0,3 mol Lutrol
im Licht. In den Klammern Nährstoffgehalte (mg/g Tr. S.)

Zeit	Kontr. 0 h.	2 h.	4 h.	6 h.	8 h.	10 h.	12 h.
K	24,5 (66,4)	22,7 (60,7)	22,7 (58,9)	21,9 (56,3)	23,7 (55,4)	24,1 (54,6)	23,4 (53,5)
Ca	1,62 (4,39)	1,55 (4,14)	1,60 (4,15)	1,59 (4,08)	1,73 (4,06)	1,80 (4,07)	1,75 (4,01)
Mg	1,32 (3,58)	1,19 (3,18)	1,10 (2,86)	1,12 (2,89)	1,21 (2,85)	1,26 (2,86)	1,23 (2,82)
P	4,38 (11,9)	4,07 (10,9)	4,01 (10,4)	3,97 (10,2)	4,40 (10,3)	4,50 (10,2)	4,46 (10,2)
N	18,9 (51,2)	18,0 (48,2)	18,3 (47,4)	17,4 (44,7)	18,9 (44,2)	19,2 (43,6)	18,3 (41,9)
Wurzel							
N	2,94 (27,9)	2,45 (21,8)	2,19 (19,0)	2,20 (18,3)	2,26 (18,3)	2,14 (17,6)	2,13 (17,3)

Es sei darauf hingewiesen, daß man auch die Gewichtszunahme bei der Wurzel als echte Gewichtszunahme bezeichnen muß, denn auch nach mehrmaligem Waschen war das Lutrol nicht vollständig von der Wurzel zu entfernen. Das wurde besonders deutlich beim Trocknen der Wurzeln, die dabei eine klebrige Konsistenz und elastische Beschaffenheit zeigten. Eine gleich hohe Gewichtszunahme war bei den Sprossen nicht festzustellen, jedoch konnte auch hier eine unterschiedliche Konsistenz zwischen Pflanzen, die nach zwei Stunden und solchen, die nach sechs bis zwölf Stunden geerntet worden waren, beobachtet werden.

B. Wirkungen eines organischen und eines anorganischen Osmotikums auf Wachstum (Ertragsbildung), Transpiration, osmotischen Druck des Preßsaftes sowie Nährstoffaufnahme und Nährstofftransport

1. Lutrol- und Salzwirkungen in Wasserkultur bei Mais

a) Versuchsanordnung

Als Versuchsmaterial für diese Untersuchungen dienten Maispflanzen, (Sorte: Gelber Badischer Landmais). Die Anzucht erfolgte auf reinem Quarzsand in PVC-Becken, die ca 100 kg Sand und etwa 500 junge Pflanzen enthielten. Um ein normales, gesundes Wurzelwachstum, das für die spätere Entwicklung der Pflanzen entscheidend ist zu erreichen, erhielten die Keimlinge 0,2 g Borax und 20 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$ je Becken. Später wurden zur weiteren Begünstigung des Wachstums der Keimlinge 5 g Kalium als KCl und 2 g Magnesium als MgCl_2 je Becken hinzugegeben. Die Keimlinge wurden mit destilliertem Wasser gegossen, bis sie eine Wuchshöhe von 15-18 cm erreicht hatten. Am siebzehnten Tag fand die Auswahl gleichmäßiger und gesunder Pflanzen und die Entfernung des Endospermes statt. Jeweils vier Pflanzen wurden in ein Wasserkulturgefäß umgepflanzt. Die aus Kunststoff bestehenden Gefäße mit einem Fassungsvermögen von 5 l standen zwecks Temperatúrausgleichs in wassergefüllten Kühlbecken. Um Wachstumshemmungen wegen Sauerstoffmangel zu verhindern, erfolgte künstliche Belüftung der durch ein Leitungssystem untereinander verbundenen Gefäße. Dies geschah während der ganzen Versuchszeit täglich zweimal, und zwar morgens und abends. Die verwendete Nährlösung (MENDEL 1961) setzte sich aus den folgenden Nährsalzen zusammen:

I. makronährstoffe

a)	NH_4NO_3	2,0	x	10^{-3}	mol
	$\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$	0,5	x	10^{-3}	mol
	CaCl_2	4,0	x	10^{-3}	mol
b)	NaH_2PO_4	0,5	x	10^{-3}	mol
	K_2SO_4	2,0	x	10^{-3}	mol
	MgSO_4	0,3	x	10^{-3}	mol

II. Mikronährstoffe

a)	MnSO_4	14,0	x	10^{-6}	mol
	CuSO_4	1,4	x	10^{-6}	mol
	ZnSO_4	1,4	x	10^{-6}	mol
	H_3BO_3	10,0	x	10^{-6}	mol
	Na_2MoO_4	0,3	x	10^{-6}	mol
b)	Fe als EDTA	10	ppm		

Frühere Untersuchungen im Institut für Pflanzenernährung haben gezeigt, daß eine Nährlösung dieser Zusammensetzung auf das Wachstum von Mais einen besonders günstigen Einfluß hat. Lediglich der von MENGEL angegebene Eisengehalt wurde auf 10 ppm erhöht (MOAWAD 1969). Der Versuch bestand aus elf Versuchsreihen, von denen jede acht Parallelgefäße umfaßte, und zwar

I. Kontrollreihe (nur Nährlösung)

II. Lutrolreihe (fünf verschiedene Konzentrationsstufen)

1. Nährlösung + 30 mmol Lutrollösung
2. Nährlösung + 60 mmol Lutrollösung
3. Nährlösung + 90 mmol Lutrollösung
4. Nährlösung + 120 mmol Lutrollösung
5. Nährlösung + 150 mmol Lutrollösung

III. Salzreihe (ebenfalls fünf verschiedene Konzentrationsstufen)

1. Nährlösung + 15 mmol Salzlösung
2. Nährlösung + 35 mmol Salzlösung
3. Nährlösung + 56 mmol Salzlösung
4. Nährlösung + 78 mmol Salzlösung
5. Nährlösung + 100 mmol Salzlösung

Im weiteren Verlauf der Arbeit werden die fünf Lutrolreihen mit L.I, L.II usw. und die Salzreihen mit S.I, S.II usw. bezeichnet. Das als Osmotikum dienende zusätzliche Salz hatte folgende prozentuale Zusammensetzung.

Na_2SO_4	24 %	NaCl	26 %
MgSO_4	36 %	MgCl_2	14 %

Der Anteil der Sulfate (SO_4^{--}) betrug also 60 %, der Chloridanteil (Cl^-) 40 %, der Anteil des Natriums wie des Magnesiums jeweils 50 %.

Zur Feststellung der gewünschten osmotischen Werte wurden verschiedene Konzentrationen der Lutrol- und Salzreihe gemessen und danach annähernd gleiche Abstufungen eingestellt.

Die osmotischen Werte der Lösungen beruhen also nicht auf theoretischen Berechnungen, sondern stellen tatsächlich ermittelte Werte dar. Die Bestimmung der osmotischen Werte erfolgte nach der kryoskopischen Methode, auf die bereits hingewiesen wurde.

Die osmotischen Werte der einzelnen Versuchsreihen waren folgende:

I. Kontrollreihe 0,54 Atm.

II. Lutrolreihe

Differenz : 0,72 Atm.

L.I 1,26 Atm.

Differenz : 0,78 Atm.

L.II 2,04 Atm.

		Differenz	: 0,78 Atm.
L.III	2,82 Atm.		
		Differenz	: 0,90 Atm.
L.IV	3,27 Atm.		
		Differenz	: 0,96 Atm.
L.V	4,68 Atm.		

III. Salzreihe

		Differenz	: 0,72 Atm.
S.I	1,26 Atm.		
		Differenz	: 0,84 Atm.
S.II	2,10 Atm.		
		Differenz	: 0,84 Atm.
S.III	2,94 Atm.		
		Differenz	: 0,84 Atm.
S.IV	3,78 Atm.		
		Differenz	: 0,90 Atm.
S.V	4,68 Atm.		

Zur allmählichen Gewöhnung der Pflanzen an die neuen Verhältnisse der Wasserkultur wurden sie zuerst drei Tage in 1/4 konzentrierte Nährlösung gestellt, am vierten Tag wurde auf 1/2 der vollen Nährlösung und am siebten Tag auf volle Konzentration der Nährlösung erhöht. Gleichzeitig fand ein erneuter Ausgleich der Pflanzen bezüglich der Wuchshöhe statt.

Am elften Tag nach der Umpflanzung wurde die jetzt volle Nährlösung gewechselt unter Zugabe der entsprechenden Lutrol- und Salzmenge. Von diesem Tag an rechnet der eigentliche Versuchsbeginn. Um die Pflanzen auch an dieses neue Außenmedium zu gewöhnen, wurde zuerst die halbe Konzentration an Osmotika, drei Tage später ein weiteres Viertel und nach abermals zwei Tagen die restliche Konzentration hinzugefügt. Um das Volumen der Nährlösung und damit den osmotischen Wert möglichst konstant zu halten, erfolgte eine tägliche, dem Wasserverlust entsprechende Zugabe von aqua dest. .

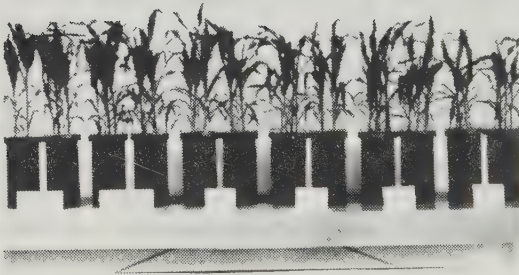
Die Entwicklung und das Wachstum der Pflanzen waren in den ersten drei Tagen des Versuches trotz unterschiedlicher Behandlung, die die Pflanzen durch die Osmotikum-Konzentration erfuhren, noch etwa gleich. Dann machten sich aber bei Erhöhung auf die volle Konzentration bei den Pflanzen der höheren osmotischen Drucke Wachstumshemmungen bemerkbar, wie aus den Abbildungen 4 u. 5 zu ersehen ist.

Vor Beginn des eigentlichen Versuches, solange die Pflanzen nur in Nährlösung standen, war allgemein frühmorgens eine deutliche Guttation zu bemerken. Nach Zugabe der halben Konzentration der Lutrol- und Salzlösungen hörte die Guttation in der IV. und V. Stufe beider Reihen ganz auf, während sie von der Kontrollreihe bis zur III. Stufe abnahm. Nach Verabreichung der vollen Konzentration beider Osmotika guttierten nur noch die Kontrollreihe und die erste Stufe beider Reihen. Die Stärke der Guttation war von der relativen Luftfeuchtigkeit abhängig. Acht Tage nach Versuchsbeginn wurde die Nährlösung mit vollen Osmotikakonzentrationen wiederum erneuert. Die Folge des unterschiedlichen Gehaltes der Nährlösungen an Osmotika war ein unterschiedlicher Wasserverlust der Pflanzen durch Transpiration, zu deren Bestimmung die tägliche Wassergabe von nun an festgehalten wurde. Zu diesem Zeitpunkt war bei den Pflanzen der IV. und V. Lutrolreihe bereits eine rötliche Verfärbung an den älteren Blättern aufgetreten, die als typische Phosphormangelerscheinung angesehen werden konnte. Dieses Symptom machte sich im Laufe der Zeit bei allen Lutrolstufen bemerkbar und verstärkte sich mit steigendem osmotischen Wert des Außenmediums. Gleichzeitig zeigten die IV. und V. Stufe der Salzreihe einen leichten Kalimangel (schlaffer Habitus, von den Blattspitzen her beginnende Nekrosen an den Blatträndern, besonders bei den älteren Blättern).

Nachdem die Pflanzen zwei Wochen lang in den verschiedenen Osmotika-Konzentrationen gestanden hatten, erfolgte die erste Ernte, und zwar wurden von jeder Versuchsreihe vier Gefäße geerntet, während die restlichen vier Gefäße im Versuch

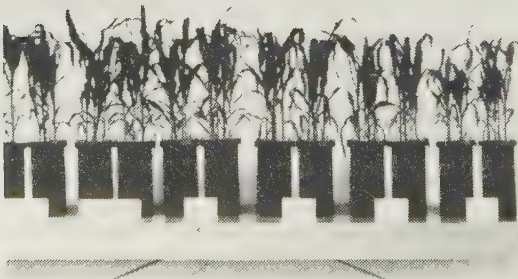
A b b i l d u n g 4

Einfluß steigender Lutrolkonzentrationen auf die Entwicklung von Maispflanzen, eine Woche nach Versuchsbeginn. Von links nach rechts: Kontr. 0,54 - 1,26 - 2,04 - 2,82 - 3,72 - 4,68 Atm.



A b b i l d u n g 5

Einfluß steigender Salzkonzentrationen auf die Entwicklung von Maispflanzen, eine Woche nach Versuchsbeginn. Von links nach rechts: Kontr. 0,54 - 1,26 - 2,10 - 2,94 - 3,78 - 4,68 Atm.



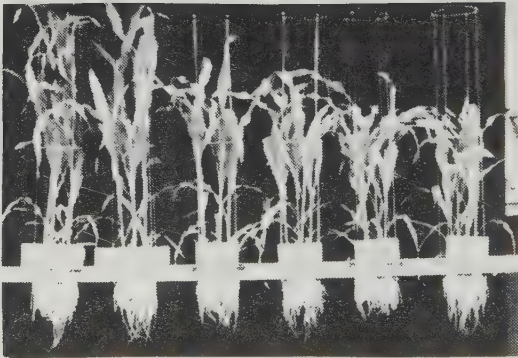
verblieben, nachdem erneut die Nährlösung mit den entsprechenden Lutrol- und Salzkonzentrationen gewechselt worden war. Eine Woche später wurde die Nährlösung noch einmal gewechselt. Vor der ersten Ernte, 2 Wochen nach Versuchsbeginn aufgenommene Abbildungen (Abb. 6 und 7) machen die Wachstumshemmungen mit zunehmendem osmotischen Druck der Lösungen deutlich sichtbar; in der Lutrolreihe treten sie in etwas stärkerem Maße auf als in der Salzreihe. In beiden Reihen war auch das Wurzelwachstum mit zunehmender Konzentration gehemmt. Bei den höheren Salzkonzentrationen trat eine deutliche Braunfärbung der Wurzeln auf. Die Erscheinungen des Phosphormangels bei den Lutrolpflanzen und die des Kalimangels in der Salzreihe waren am deutlichsten bei den höchsten Konzentrationen und verstärkten sich mit zunehmender Versuchsdauer (Abb. 8).

Von der ersten Ernte wurden von den vier Gefäßen jedes Versuchsgliedes ein Teil eines bestimmten oberen Blattes abgeschnitten, davon jeweils zwei Blattstücke (als biologische Parallelen) in dickwandige verschlossene Reagenzgläser gesteckt, um den osmotischen Druck des Preßsaftes bestimmen zu können. Sie wurden zur Abtötung des Gewebes im Tiefkühlschrank aufbewahrt. Anschließend erfolgte die eigentliche Ernte. Zur Bestimmung der relativen Transpiration nach ARLAND (1955) wurden die Schnittflächen der Sprosse in heißes Paraffin eingetaucht. Unmittelbar darauf wurde das Frischgewicht festgestellt, und zweimal, jeweils nach 30 Min., erfolgte eine Wiederholung dieser Messung, die einen Gewichtsverlust anzeigte.

Zur Ermittlung des Trockengewichtes wurden die Sprosse der einzelnen Gefäße zwei Tage bei 100° C im Trockenschrank getrocknet, danach das Lufttrockengewicht ermittelt. Es ist zu bemerken, daß die Blätter der mit höheren Lutrolkonzentrationen behandelten Pflanzen nach dem Trocknen eine grünbraune Farbe und elastische Beschaffenheit aufwiesen, während die Pflanzen der übrigen Stufen, sowie alle Salzreihen und auch die Kontrollreihe grün waren und normale, brüchige Konsistenz besaßen.

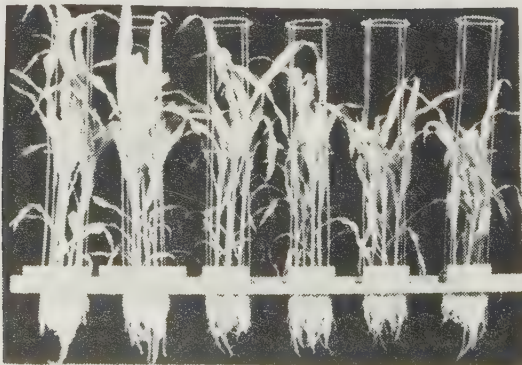
A b b i l d u n g 6

Einfluß steigender Lutrolkonzentrationen auf die Entwicklung von Maispflanzen, zwei Wochen nach Versuchsbeginn. Von links nach rechts: Kontr. 0,54 - 1,26 - 2,04 - 2,82 - 3,72 - 4,68 Atm.



A b b i l d u n g 7

Einfluß steigender Salzkonzentrationen auf die Entwicklung von Maispflanzen, zwei Wochen nach Versuchsbeginn. Von links nach rechts: Kontr. 0,54 - 1,26 - 2,10 - 2,94 - 3,78 - 4,68 Atm.



A b b i l d u n g 8

Mangelsymptome bei Maispflanzen in hohen Lutrol- und
Salzkonzentrationen (4,68 Atm.) zwei Wochen nach Versuchsbeginn



Zur Bestimmung des Trockengewichtes der Wurzeln wurden dieselben gründlich mit Leitungswasser und dann mit aqua dest. gewaschen, um Lutrol und Salze zu entfernen. Im Gewächshaus wurden sie an der Luft vorgetrocknet, danach im Trockenschrank bei 100° C getrocknet und später lufttrocken gewogen.

Im weiteren Verlauf der Versuchszeit änderte sich teilweise mit zunehmender Konzentration des Außenmediums die Farbe der Wurzeln, und die Bildung von Nebenwurzeln wurde mehr oder weniger verhindert. Dies war besonders bei allen Stufen der Salzreihe der Fall, bei der Lutrolreihe erst ab der IV. und V. Stufe. Auch der Phosphormangel bei der Lutrolreihe und der Kalimangel bei der Salzreihe verstärkten sich weiterhin (s. Abb. 9). Bei den höheren Konzentrationen starben das vierte und fünfte Blatt ab, und die Pflanzen blieben im Wachstum zurück. Im Gegensatz zum Anfangsstadium waren gegen Schluß des Versuches bei der Salzreihe die Wachstumshemmungen stärker als bei der Lutrolreihe (s. Abb. 10 und 11).

Vier Wochen nach Versuchsbeginn erfolgte die zweite Ernte. Das Material wurde in der gleichen Weise verarbeitet wie bei der ersten Ernte. Die Wurzeln der Salzreihe zeigten in sämtlichen Konzentrationen stärkere Braunfärbung als die Lutrolreihe, bei der IV. und V. Stufe der Salzreihe ging die Farbe in schwarzbraun über, und es zeigten sich auch Fäulniserscheinungen. Die Pflanzen standen während des gesamten Versuches in einem Gewächshaus ohne Temperaturregelung. Deshalb waren auch größere Schwankungen in der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit nicht zu vermeiden:

Temperatur °C		Relative Luftfeuchtigkeit	
7 ⁰⁰ - 19 ⁰⁰	19 ⁰⁰ - 7 ⁰⁰	7 ⁰⁰ - 19 ⁰⁰	19 ⁰⁰ - 7 ⁰⁰
15,5 - 27,7	12,2 - 20,0	36,7 - 73,2	55,7 - 89,0

A b b i l d u n g 9

Mangelsymptome bei Maispflanzen in hohen Lutrol- und Salzkonzentrationen (4,68 Atm.), vier Wochen nach Versuchsbeginn



A b b i l d u n g 10

Einfluß steigender Lutrolkonzentrationen auf die Entwicklung von Maispflanzen, vier Wochen nach Versuchsbeginn. Von links nach rechts: Kontr. 0,54 - 1,26 - 2,04 - 2,82 - 3,72 - 4,68 Atm.



A b b i l d u n g 11

Einfluß steigender Salzkonzentrationen auf die Entwicklung von Maispflanzen, vier Wochen nach Versuchsbeginn. Von links nach rechts: Kontr. 0,54 - 1,26 - 2,10 - 2,94 - 3,78 - 4,68 Atm.



Der pH-Wert der Lösungen schwankte zu Beginn des Versuches zwischen 5,0 - 5,7 und blieb im Verlauf der gesamten Versuchszeit ungefähr konstant.

b. Besprechung der Ergebnisse

aa) Transpiration:

Jeweils nach Wechsel der Nährlösung wurden alle Gefäße auf ein gleiches Volumen (5 l) aufgefüllt. Der Wasserverlust wurde täglich ausgeglichen und aus dieser täglich zugegebenen Wassermenge wurde wöchentlich der Durchschnitt ermittelt (Tab. 19). Aus Tab. 19 geht hervor, daß die Transpiration mit zunehmender Entwicklung der Pflanze anstieg. Dagegen nahm der Wasserverbrauch mit Erhöhung des osmotischen Druckes der Nährlösung aufgrund von Lutrol- und Salzkonzentrationen stetig ab. Außerdem bestand eine Wechselwirkung mit der Größe der Pflanzen. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch PETERS (1960), JANES (1961), LAGERWERFF und EAGLE (1962), BROUWER (1963). JARVIS und JARVIS (1963), FEDOROWSKIJ (1964), MARSCHNER et al. (1965), FALK (1966), JANES (1966), OERTLI (1966, 1967 und 1968).

Der durchschnittliche Wasserverbrauch der Pflanzen lag in den 2 Wochen bis zur ersten Ernte bei der Salzreihe im allgemeinen etwas höher als bei der Lutrolreihe, während sich im weiteren Versuchsverlauf ein umgekehrtes Verhalten zeigte. Besonders die niedrigen Lutrolkonzentrationen schränkten den Wasserverbrauch viel weniger ein als die entsprechenden Salzkonzentrationen.

bb) Relative Transpiration:

Nachdem der Wasserverbrauch der Maispflanzen in Abhängigkeit von der Konzentration beider Osmotika im Nährmedium während des gesamten Versuchs ermittelt worden war, schien es von Interesse zu sein, bei Versuchsende die geernteten Pflanzen der relativen Transpirationsmessung nach ARLAND (1955) zu unterziehen.

Table 19

Transpiration (ml/Gefäß/Tag) von Maispflanzen in verschiedenen
Lutrol- und Salzkonzentrationen nach 2-, 3- und 4 Wochen
(Mittelwerte aus 8 bzw. 4 Parallelgefäßen mit je 4 Pflanzen)

		2 Wochen		3 Wochen		4 Wochen	
	Atm.	ml.	rel.	ml.	rel.	ml.	rel.
Kontr.	0,54	235	100	378	100	466	100
<u>Lutrol-</u>							
<u>reihe</u>							
	1,26	214	91,1	342	90,5	416	89,3
	2,04	171	72,7	285	75,4	341	73,2
	2,82	135	57,4	228	60,3	266	57,1
	3,72	107	45,5	185	48,9	216	46,4
	4,68	85	37,2	150	39,7	158	33,9
<u>Salz-</u>							
<u>reihe</u>							
	1,26	221	94,0	328	86,8	350	75,1
	2,10	178	75,7	278	73,5	308	66,1
	2,94	150	63,8	228	60,3	258	55,4
	3,78	114	48,5	178	47,1	200	42,9
	4,68	100	42,6	135	35,7	141	30,3

Bei dieser Messung (Anwelkmethode) wird die in einer bestimmten Zeiteinheit von der Pflanze abgegebene Wassermenge auf das Gewicht der grünen Pflanzenmasse bezogen. Die so ermittelten Werte der relativen Transpiration werden als Indikator für die Wirkung acker- und pflanzenbaulicher Maßnahmen angesehen. Sie geht von der Vorstellung aus, daß optimal bzw. harmonisch ernährte Pflanzen nach Abschneiden des Sprosses eine geringere Wasserabgabe in der Zeiteinheit (30 Min.) zeigen als ungenügend mit Nährstoffen versorgte. Die Ergebnisse dieser Messungen, die nach 30 und nach 60 Minuten vorgenommen wurden, sind in Tabelle 20 zusammengestellt. Im Prinzip stimmen die Ergebnisse beider Messungen überein, nur mit dem Unterschied, daß in den ersten 30 Minuten die Wasserabgabe rund doppelt so hoch ist wie in den zweiten 30 Minuten, was auf die Erschöpfung des in der Pflanze vorhandenen Wasservorrates zurückzuführen ist. In der vorletzten Spalte der Tabelle sind die relativen Transpirationswerte aufgeführt. Den höchsten Wert mit 7,9 ergab die Kontrolle, mit steigender Lutrolkonzentration fällt dieser Wert auf 5,9, bei steigender Salzkonzentration auf 2,1 ab. Grundsätzlich stimmen somit die Werte für die relative Transpiration mit denen der echten Transpiration der lebenden Pflanzen überein, wo gleichfalls die Salzreihe die niedrigsten Transpirationswerte aufwies. Die Werte zeigen, daß die Auffassung ARLANDS, aus der relativen Wassertranspiration auf den Ernährungszustand schließen zu können, nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen Gültigkeit haben mag. Nach ARLAND müßten sich im vorliegenden Versuch die Kontrollpflanzen im schlechtesten und die Pflanzen der höchsten Lutrol- und Salzkonzentrationen in einem optimalen Ernährungszustand befunden haben. Die in Tabelle 22 mitgeteilten Ertragsgewichte belegen, daß das Gegenteil der Fall war. Die Untersuchungen zeigen somit, daß eine wichtige Voraussetzung für die Anwendbarkeit der Arland-Methode gleiche osmotische Verhältnisse im Nährmedium der zu vergleichenden Pflanzen unmittelbar vor dem Abschneiden sind. Eine sehr enge Korrelation bestand zwischen der relativen Transpiration und dem Gehalt der Pflanzen an Trockenmasse bzw. dem Wasser-

T a b e l l e 20

Transpiration von abgeschnittenen Maispflanzen absolut ($\text{g H}_2\text{O}/$
4 Pflanzen) und relativ ($\text{g H}_2\text{O}/100 \text{ g Fr.S.}$) nach 4-wöchiger
Verweildauer in verschiedenen Lutrol- und Salzkonzentrationen
(Mittelwert aus 4 Parallelgefäßen)

Atm.	Transpiration absolut			$\text{g H}_2\text{O}/$ 100 g Fr.S.	Gehalt der Pflanzen an Tr.S. in %
	nach 30 Min.	nach 60 Min.	insges.		
Kontr. 0,54	21,2	18,8	38,0	7,9	10,2
<u>Lutrol- reihe</u>					
1,26	20,6	11,3	31,9	6,8	10,4
2,04	18,7	8,5	27,2	7,4	10,8
2,82	10,5	5,2	15,7	6,4	11,5
3,72	9,2	4,5	13,7	5,8	11,5
4,68	7,0	3,5	10,5	5,9	12,6
<u>Salz- reihe</u>					
1,26	12,5	5,0	17,5	5,5	12,3
2,10	12,5	4,0	16,5	5,3	12,1
2,94	7,2	3,5	10,7	3,9	12,6
3,78	5,0	2,7	7,7	3,8	12,8
4,68	1,7	1,0	2,7	2,1	13,6

gehalt. Die Pflanzen mit dem höchsten Wassergehalt gaben am meisten Wasser ab und umgekehrt.

Am Tage der zweiten Ernte betrug die Temperatur zu Beginn dieser Messungen 26°C , zum Ende 30°C . Die relative Luftfeuchtigkeit betrug anfangs 45 % und sank auf etwa 35 % ab.

Die Messungen erfolgten zwischen 9^{oo} und 12^{oo} Uhr.

cc) Ertragsbildung:

Die Zunahme der Ertragsbildung der Pflanzen in steigenden Lutrol- und Salzkonzentrationen wurde mit fortschreitender Versuchsdauer deutlich kleiner. Der Rückgang der Wachstumsrate ist in erster Linie auf den osmotischen Druck des Außenmediums zurückzuführen. Wie aus den Abbildungen (4-7, 10 u. 11) und später aus den Erntegewichten der Pflanzen (Tab. 21 u. 22) zu ersehen ist, zeigten die Pflanzen in den verschiedenen Salzkonzentrationen während der ersten beiden Wochen eine leichte Überlegenheit gegenüber den Lutrolpflanzen. Im weiteren Versuchsverlauf trat eine Umkehrung dieses Befundes ein, was auch mit dem Wasserverbrauch übereinstimmte. In der letzten Versuchswochne blieben die Pflanzen der höheren Salzkonzentrationen in der Entwicklung sehr stark zurück, in den höchsten Salzkonzentrationen starben sie ab. Das Frischgewicht bei Versuchsende betrug hier etwa 27 % desjenigen der Kontrolle (Tab. 22).

Ebenso war eine deutliche Wachstumshemmung auch bei den Wurzeln zu verzeichnen, die mit der Zeit immer mehr zunahm. Bei beiden Ernten machten die Wurzeln der Lutrolreihe einen normaleren Eindruck als die der Salzreihe (hellere Farbe und mehr Neben- und Faserwurzeln). Nach Trocknung der Wurzeln ergab sich jedoch hinsichtlich des Wurzelgewichtes ein anderes Bild (s. Tab. 21 und 22): Dieses nahm bei der ersten Ernte in der gesamten Salzreihe nicht ab, bei der ersten Stufe ergab sich sogar eine Zunahme von etwa 11 % gegenüber der Kontrollreihe. Steigende Lutrolkonzentrationen führten dagegen zu einem reduzierten Wurzelwachstum, bei der höchsten Lutrolkonzentration um etwa 30 %. Nach 4 Wochen zeigten auch die Salzreihen verminderten

Wurzelertrag, aber auch jetzt waren die Wurzeln der Lutrolreihen stärker im Gewicht reduziert als in den Salzreihen. Diese unterschiedlichen Wurzelgewichte brauchen nicht gleichbedeutend mit einer gleichsinnigen Verminderung der Funktionsfähigkeit zu sein. Die höheren Transpirationswerte in den Lutrolreihen können als Beweis hierfür dienen.

Ähnliche Ergebnisse über den Einfluß von Lutrol und Salzen auf die pflanzliche Entwicklung fanden auch GAUCH und WADLEICH (1944), BLACK (1960), LAGERWERFF und HOLLAND (1960), LUNIN und GALLATIN (1960), PETERS (1960), KEMPFER et al. (1961), LAGERWERFF und EAGLE (1961), LUNIN et al. (1961), GREIG und SMITH (1962), BROUWER (1963), JARVIS und JARVIS (1963), RUF et al. (1963), AGARWALA et al. (1964), KADDAH und GHOWAIL (1964), SHOURBAGY und WALLACE (1965), TROUGHTON (1967). Beim Vergleich der prozentualen Abnahme von Frischgewicht und Trockengewicht ist festzustellen, daß mit steigendem osmotischen Druck der Außenlösung die Abnahme des Trockengewichtes geringer als die des Frischgewichtes war, d.h., daß der prozentuale Unterschied zwischen Frischgewicht und Trockengewicht mit der Erhöhung des osmotischen Wertes größer (Tab. 21) wurde. Er betrug z.B. bei der niedrigsten Lutrolkonzentration etwa 6 %, dagegen bei der höchsten Konzentration fast 20 %.

Dieser Unterschied nahm mit zunehmendem Alter der Pflanzen ab (Tab. 22). Mit steigender Konzentration des Außenmediums nahm also der Gehalt der Pflanzen an Trockensubstanz zu, bzw. der Wassergehalt nahm ab, eine Erscheinung, die auch bei kurzdauernden Versuchen mehrmals festzustellen war.

LAGERWERFF und EAGLE (1961), RUF et al. (1967) erhielten ebenfalls bei Versuchen, in denen sie die Pflanzen mit Karbowax behandelten, eine Erhöhung des Trockensubstanzgehalts.

Weiterhin ist der Tabelle 21 zu entnehmen, daß sowohl die niederen Lutrol- als auch Salzkonzentrationen keine negative Wirkung auf die Ertragsbildung der Pflanzen ausübten - mit Ausnahme der niedrigen Salzkonzentration bei der zweiten Ernte - während bei den höheren Konzentrationen, die eine stärkere Erhöhung des osmotischen Druckes des Nährmediums verursachen,

	S p r o ß				W u r z e l		
Atm.	Fr. S.		L. Tr. S.		L. Tr. S.		
	g	rel.	g	rel.	g	rel.	
Kontr.	0,54	477,2	100	48,5	100	15,9	100
Lutrol- reihe							
	1,26	469,6	98,3	49,1	101,2	15,4	96,9
	2,04	367,2	76,9	39,6	81,6	12,6	78,9
	2,82	246,2	51,6	28,6	58,9	9,9	61,9
	3,72	237,0	49,7	27,3	56,2	8,8	55,3
	4,68	179,0	37,5	22,6	46,6	8,6	54,1

1,26	317,5	66,5	39,1	80,5	14,5	90,9
2,10	312,7	65,5	37,7	77,8	14,2	89,3
2,94	277,5	58,2	35,1	72,2	13,2	83,0
3,78	203,2	42,6	26,0	53,5	11,2	70,4
4,68	128,7	27,0	17,5	36,0	10,4	65,4

eine deutliche Wachstumshemmung erkennbar wurde. SHOURBAGY und WALLACE (1965) erreichten bei Wasserkulturversuchen durch Zugabe von 5 - 10 mmol Na-Salzen eine Ertragssteigerung, die bei Zugabe von 40 mmol wieder abnahm. Über die schädigende Wirkung von höheren Salzkonzentrationen auf die Ertragsbildung wird in der Literatur häufig berichtet (s. o.a. Literaturzitate).

Obwohl Polyäthylenglycole (Karbowaxe) von niedrigem Molekulargewicht bei verschiedenen pflanzenphysiologischen Untersuchungen angewendet wurden, liegen keine Beobachtungen bezüglich toxischer Wirkungen auf die Versuchspflanzen vor (McCLENDON und BLINKS 1952). Ebenso berichtet auch JANES (1966), daß PEG (400) keine toxischen Wirkungen auf die Pflanzenwurzeln hatte.

Wohl aber enthielt ein PEG mit höherem Molekulargewicht (etwa 20 000) beträchtliche Mengen von Al und Mg (LAGERWERFF und EAGLE 1961), die toxisch wirkten. WHITROW und HOWLETT (1946) stellten fest, daß ungelöstes Karbowax 1500 und 4000 sehr toxisch auf Tomatenblätter und -blüten wirkten. Sie berichteten weiter, daß Tomatenblüten von Pflanzen, die in Nährlösung mit 0,1 % Karbowax standen, bereits durch diese geringe Konzentration geschädigt wurden. Andererseits aber stellten sie fest, daß bis zu 1 % Karbowax, als Spritzmittel verwendet, sich als unschädlich für Blattgewebe verschiedener Pflanzen erwies.

ZIMMERMANN und MITCHCOCK (1942) erwähnen, daß ein Gemisch aus 2,4-Dichlorophenoxyessigsäure und 5 - 10 % Karbowax ein wirksameres Herbizid ergab, als 2,4-D allein; sie berichten nicht über spezifische toxische Wirkungen des Karbowaxes. MITCHELL und HAMNER (1944) fanden, daß Tomaten auch durch 1 % Karbowax 1540 und 4000 in der Nährlösung nicht beeinträchtigt wurden, wohl aber wurden sie durch eine 9 %ige Lösung während einer zehntägigen Behandlungszeit geschädigt und im Wachstum gehemmt.

Die eigenen Versuche ergaben, daß Maispflanzen durch eine 1,2 %ige (30 mmol) Lutrolkonzentration keine Wachstumshemmung erfuhren, während bei darüber hinausgehenden Konzentrationen Schädigungen auftraten, was mit den Ergebnissen der oben genannten Autoren übereinstimmt.

dd) Nährstoffgehalte:

Im lufttrockenen Material von Wurzeln und Sprossen wurden die sechs Elemente Na, K, Ca, Mg, P und N bestimmt. Die N-Bestimmung erfolgte nach KJELDAHL, während zur Bestimmung der anderen fünf Elemente die Pflanzensubstanz bei 450° C in Porzellantiegeln trocken verascht wurde. Die Asche wurde mit aqua dest. angefeuchtet, mit 5 ml HNO_3 (1 : 2) zum Sieden erhitzt, mit heißem aqua dest. durch Weißbandfilter in einen 100 ml-Kolben filtriert. 50 ml dieser Lösung wurden zur Bestimmung von P mit 30 ml Vanadat-Reagenz versetzt und die Intensität der Gelbfärbung mit dem Spektralphotometer (Elko II) gemessen. Im anderen Teil der Lösung wurden die Elemente Na, K, Ca und Mg mit Hilfe eines Atom-Absorptionsspektralphotometers (SP 90 der Fa. Leitz Unicam) bestimmt (JUDEL und HEILENZ 1969). In den Tabellen 23-26 sind die Analysenergebnisse zusammengefaßt (s. auch Darstellungen 13-24 im Anhang). Zur Besprechung dieser Ergebnisse ist es zweckmäßig, Sprosse und Wurzeln bei Salz- und Lutrolbehandlung in der ersten und zweiten Ernte getrennt zu betrachten.

In den S a l z r e i h e n nahm der Na- und Mg-Gehalt der Pflanzen bei beiden Ernten mit steigender Versalzung (LUNIN et al. 1961) zu, was insofern verständlich ist, da ja die vorgelegten Salzkonzentrationen durch Na- und Mg-Salze herbeigeführt wurden. Die Zunahme war bei der ersten Ernte höher als bei der zweiten. Der Na-Gehalt der Wurzeln war höher als der der Sprosse, und zwar bei beiden Ernten (LAGERWERFF und EAGLE 1962). Dagegen bestanden keine großen Unterschiede im Mg-Gehalt von Wurzeln und Sprossen. Bemerkenswert ist beim Na die ungewöhnlich starke Gehaltzunahme mit steigender Salzkonzentration, was bei Wurzeln noch deutlicher hervortrat als bei Sprossen; allerdings war die prozentuale Zunahme bei Sprossen viel höher als bei Wurzeln. So betrug z.B. bei der höchsten Salzkonzentration bei der ersten Ernte der Na-Gehalt der Wurzeln 1720 % und derjenige der Sprosse 3800 % dessen der Kontrolle. Bei der zweiten Ernte betrugen die entsprechenden Werte der Wurzeln 820 %, bei Sprossen 14500 %.

Eine ausgesprochen starke Na-Akkumulation in Maiswurzeln fanden auch HUFFAKER und WALLACE (1959), sie konnte auch von MARSCHNER und SCHAFARCZYK (1967) nach mehrtägigem Na-Angebot nachgewiesen werden.

Der negative Einfluß steigender Konzentration von Mg- und Na-Salzen äußerte sich nicht nur im Ertrag sondern auch im Gehalt der Pflanzen an K und Ca. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß die Stärke von Ionenkonkurrenzen wesentlich von der Konzentration der beteiligten Ionen abhängt. Enthält die Nährlösung eine Kationenart im Übermaß, dann wird die Aufnahme anderer Kationen behindert. Die negative Wirkung der Na- und Mg-Salze auf die K- und Ca-Gehalte machte sich sowohl bei Wurzeln als auch bei Sprossen bemerkbar, eine Erscheinung, die SCHARRER und MENGEL (1960) und LEHMANN (1964) ebenfalls beobachteten. Die Konkurrenz durch Na- und Mg-Ionen führte zu starkem Kalimangel, wie aus Abbildung 9 deutlich hervorgeht. Die Konkurrenz zwischen Na und K um gemeinsame Bindungsstellen ist auch von anderen Pflanzen her bekannt (EFSTEIN und HAGEN 1952; BAUGE 1959). Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch MULDER (1950), LARSON und FIERRE (1953), ELGABALY (1955), SCHARRER und MENGEL (1958 und 1960), AGARWALA et al. (1964) u.a. .

Der N-Gehalt der Maissprosse und -wurzeln blieb in den beiden ersten Wochen praktisch unverändert, bei der letzten Ernte kann mit steigenden Salzkonzentrationen eine Zunahme des N-Gehaltes beobachtet werden, bei der es sich um einen einfachen Konzentrierungseffekt zu handeln scheint.

In der ersten Versuchshälfte erfuhr der P-Gehalt der Wurzeln eine starke Zunahme, während der P-Gehalt der Sprosse im Vergleich zur Kontrolle abnahm. Die erhöhte Mg-Aufnahme förderte somit zwar die P-Aufnahme in die Wurzeln, nicht aber den Weitertransport in die Sprosse. Nach 4 Wochen stimmten die P-Gehalte von Sprossen und Wurzeln in der Salzreihe mit denen der Kontrolle überein, d.h., daß hier nicht wie bei Stickstoff ein gewisser Konzentrierungseffekt eintrat, sondern daß die absolute P-Aufnahme mit steigenden Salzkonzentrationen gesenkt wurde.

T a b e l l e 23

Nährstoffgehalte (mg/g Tr.S.) von Maissprossen in verschiedenen Lutrol- und Salzkonzentrationen, 2 Wochen nach Versuchsbeginn.

	Atm.	Na	K	Ca	Mg	P	N
Kontr.	0,54	0,13	56,5	5,5	1,2	6,0	30,8

Lutrol-
reihe

1,26	0,12	57,5	5,5	1,1	5,7	30,6
2,04	0,12	58,8	6,5	1,1	5,9	32,3
2,82	0,13	54,5	6,3	1,1	5,5	31,2
2,72	0,13	50,0	6,0	1,0	5,0	29,9
4,68	0,12	45,5	5,9	1,0	5,0	29,8

Salz-
reihe

1,26	0,25	49,0	2,8	2,8	4,9	28,7
2,10	1,3	46,0	2,3	4,5	5,4	30,5
2,94	2,0	44,0	2,1	5,2	5,7	31,3
3,78	4,5	38,7	2,0	7,0	4,9	29,4
4,68	4,8	36,0	2,0	7,7	4,9	29,5

T a b e l l e 24

Nährstoffgehalte (mg/g Tr.S.) von Maiswurzeln in verschiedenen
Lutrol- und Salzkonzentrationen, 2 Wochen nach Versuchsbeginn.

Atm.	Na	K	Ca	Mg	P	N
Kontr.:0,54	1,25	40,0	4,0	1,3	5,8	29,9

Lutrol-
reihe

1,26	1,25	43,3	3,9	1,5	6,2	30,1
2,04	1,22	46,0	4,3	2,1	8,4	31,4
2,82	1,27	44,0	4,4	2,3	9,4	32,3
3,72	1,30	39,5	4,6	2,4	7,9	30,8
4,68	1,30	36,0	5,0	2,4	7,9	30,8

Salz-
reihe

1,26	9,3	35,3	1,8	3,3	7,5	28,9
2,10	14,0	31,3	1,6	4,1	8,7	31,7
2,94	16,5	28,0	1,5	4,7	9,2	33,0
3,78	20,3	24,0	1,3	5,4	8,8	31,3
4,68	21,5	22,0	1,2	6,1	8,1	30,5

T a b e l l e 25

Nährstoffgehalte (mg/g Tr.S.) von Maissprossen in verschiedenen
Lutrol- und Salzkonzentrationen, 4 Wochen nach Versuchsbeginn.

	Atm.	Na	K	Ca	Mg	P	N
Kontr.	0,54	0,070	33,8	4,6	1,0	3,7	15,2

Lutrol-
reihe

1,26	0,075	36,8	4,3	0,97	3,6	16,3
2,04	0,077	40,3	5,0	0,92	3,9	17,3
2,82	0,080	42,0	5,0	0,92	4,0	19,9
3,72	0,100	42,5	5,6	0,95	4,7	21,8
4,68	0,095	40,5	5,4	0,95	4,5	22,1

Salz-
reihe

1,26	0,37	26,0	2,3	2,6	3,1	15,1
2,10	1,8	25,3	1,8	4,2	3,4	15,4
2,94	3,3	24,3	1,6	4,9	3,5	15,8
3,78	6,1	22,5	1,9	6,4	3,7	18,4
4,68	10,2	19,5	2,4	8,5	3,5	20,7

T a b l e 26

Nährstoffgehalte (mg/g Tr.S.) von Maiswurzeln in verschiedenen
Lutrol- und Salzkonzentrationen, 4 Wochen nach Versuchsbeginn.

	Atm.	Na	K	Ca	Mg	P	N
Kontr.	0,54	3,1	28,3	4,1	0,90	4,5	17,6

Lutrol-
reihe

1,26	3,2	29,3	3,7	0,92	5,5	18,3
2,04	3,0	32,3	3,8	1,2	6,1	19,9
2,82	2,6	34,0	4,0	1,4	6,8	21,5
3,72	2,6	35,3	4,4	1,7	7,4	22,4
4,68	2,5	30,8	4,6	1,6	6,8	22,5

Salz-
reihe

1,26	15,0	15,3	1,9	2,1	4,5	19,3
2,10	20,0	14,0	1,4	3,4	4,9	19,7
2,94	23,0	12,3	1,2	4,6	5,0	21,0
3,78	28,2	10,5	1,7	6,1	4,5	22,8
4,68	25,5	9,5	1,8	6,3	4,4	22,7

MULDER fand z.B. bei Apfelbäumen, daß eine starke Mg-Düngung die K-Aufnahme derart hemmt, daß es zu K-Mangel kommen kann. Bei den Pflanzen der Lutrolreihe ließ das Erscheinungsbild auf Phosphatmangel schließen. Die Analyse ergab jedoch bei den Sprossen der ersten Ernte mit steigender Lutrolkonzentration nur einen leichten Abfall im P-Gehalt (Tab. 23), während bei der zweiten Ernte ein deutlicher Anstieg des P-Gehaltes gegenüber der Kontrolle zu verzeichnen ist (Tab. 25). Bei den Wurzeln beider Ernten trat durch Zunahme des osmotischen Druckes der Außenlösung durch Lutrol eine verstärkte P-Aufnahme ein (Tab. 24 und 26). Es erscheint deshalb fraglich, ob es sich bei den beobachteten Erscheinungen tatsächlich um P-Mangel gehandelt hat. Möglicherweise hat das aufgenommene Lutrol zu Störungen im Stoffwechsel geführt, die Veränderungen im Erscheinungsbild der Pflanzen, ganz ähnlich denen des P-Mangels, zur Folge hatten, oder aber wurde die Verfügbarkeit des Phosphats innerhalb der Pflanze durch das gleichzeitig aufgenommene Lutrol eingeschränkt.

Bei den Sprossen beider Ernten bestand in der Lutrolreihe ein leichter Abfall des Mg-Gehaltes, während bei den Wurzeln die zunehmende Lutrolkonzentration eine starke Erhöhung des Mg-Gehaltes verursachte, was möglicherweise mit dem Anstieg des P-Gehaltes in den Wurzeln zusammenhängen kann. Nach TRUOG et al. (1947) wirkt das Mg als P-Träger der Pflanze.

Die Verlagerung des Mg in den Sproß wurde durch die steigenden Lutrolkonzentrationen, wahrscheinlich die in der Pflanze befindlichen, gehemmt. Die K-Gehalte von Sproß und Wurzeln waren bei der ersten Ernte mit steigender Lutrolkonzentration deutlich erniedrigt. Bei der zweiten Ernte war es umgekehrt. Der K-Gehalt nahm aber nicht in gleichem Maße zu wie das Gewicht abnahm, so daß insgesamt eine Hemmung der K-Aufnahme durch steigende Lutrolkonzentration eintrat.

Der Na-Gehalt der Sprosse war bei beiden Ernten sehr niedrig und wurde durch das Lutrol praktisch nicht verändert. In den Wurzeln war der Na-Gehalt um ein Vielfaches höher, bei der zweiten Ernte sank er mit steigender Lutrolkonzentration ab.

Der Gehalt an Ca war bei beiden Ernten in Sprossen und Wurzeln durch Lutrol erhöht. Die Gehalte an N in Wurzeln und Sprossen verhielten sich in den Lutrolreihen ähnlich wie in den Salzreihen, d.h. sie waren bei der ersten Ernte praktisch unverändert, bei der zweiten Ernte erfolgte mit steigenden Lutrolkonzentrationen ein Anstieg.

ee) Osmotischer Druck des Preßsaftes

Im Schrifttum findet man im allgemeinen einheitliche Ansicht darüber, daß mit steigendem osmotischen Druck des Außenmediums durch Lutrol ebenfalls der osmotische Wert des Pflanzensaftes zunimmt (BERNSTEIN 1961; SLAYTER 1961; BERNSTEIN 1963; RUF 1963). In Bezug auf die Ausgleichsmechanismen innerhalb der Pflanze gehen die Meinungen jedoch auseinander.

Um die Abhängigkeit steigender Lutrol- und Salzkonzentrationen im Außenmedium auf den osmotischen Druck des Pflanzensaftes untersuchen zu können, wurde das Pflanzenmaterial, das in Reagenzgläsern im Tiefkühlschrank aufbewahrt wurde, zunächst in heißes Wasser gestellt, wobei das Eindringen von Wasser in die Gläser vermieden wurde. Durch einfaches Auspressen der aufgetauten Blätter mit einem Glaspistill erhält man den Preßsaft, der zur Bestimmung des osmotischen Druckes dient.

Diese Bestimmung erfolgte kryoskopisch mit Hilfe eines Universal-Temperatur-Meßgerätes mit thermoelektrischer Kühlung, wobei zu jeder Messung 0,15 ml des Preßsaftes notwendig waren. Die Meßwerte sind in Tabelle 27 angegeben (s. auch Darstellung 25 im Anhang). Sie zeigen, daß bei der ersten Ernte mit zunehmendem osmotischen Druck der Außenlösung durch Zugabe von Lutrol auch der osmotische Druck des Preßsaftes annähernd linear anstieg, was auch Ruf et al. (1963) bei ähnlichen Untersuchungen bereits festgestellt hatten. Dagegen war in der Salzreihe bei den niedrigen Konzentrationen ein Abfall gegenüber der Kontrolle zu verzeichnen. Bei der zweiten Ernte lagen die osmo-

tischen Werte des Preßsaftes im allgemeinen höher als bei der ersten Ernte, und jetzt war auch in der Salzreihe bei den höchsten Konzentrationen eine leichte Erhöhung gegenüber der Kontrolle zu beobachten.

Daß eine erhöhte NaCl-Zugabe zur Nährlösung keinen bedeutenden Einfluß auf den osmotischen Druck des Preßsaftes von *Phaeosolus vulgaris* hat, fanden auch LAGERWERFF und EAGLE (1961), während mit entsprechenden KCl-Zugaben eine Steigerung im osmotischen Wert des Preßsaftes von 10,5 auf 14,8 Atm. eintrat.

Ob die Erhöhung des osmotischen Druckes des Preßsaftes in den Pflanzen der Lutrolreihe auf eine erhöhte Nährstoffaufnahme, besonders von Kalium zurückgeführt werden kann, erscheint zweifelhaft. Aufgrund seiner guten Aufnahme- und Transporteigenschaften können sich K-Ionen zwar schnell in der Vakuole anreichern, doch ist bei der ersten Ernte praktisch keine Zunahme des K-Gehaltes der Maissprosse zu verzeichnen und bei der zweiten Ernte nur in so geringem Ausmaß, daß hierauf die starken Erhöhungen des osmotischen Druckes im Preßsaft nicht zurückgeführt werden können und damit den osmotischen Wert des Zellsaftes erhöhen (MENGEL 1968), deshalb muß in der Hauptsache aufgenommenes Lutrol für die Steigerung des osmotischen Druckes verantwortlich sein, da, wie JAMES (1961), WINTER (1961), RUF et al. (1967) annehmen, Lutrol und andere Polyäthylenglykole (PEG) mit niedrigem Molekulargewicht zweifellos von der Pflanzenwurzel aufgenommen und durch die Pflanzen hindurchtransportiert werden, wodurch der osmotische Druck des Preßsaftes erhöht wird. RUF et al. stellten fest, daß die Menge von Karbowax 1540, die im Pflanzengewebe gefunden wurde, mit der Zeitdauer, in der das Wurzelsystem mit dem Karbowax in Kontakt stand, anwuchs.

Die Frage, ob die Aufnahme von Lutrol passiv mit dem Transpirationsstrom oder aktiv, d.h. unter Energieverbrauch vor sich geht, kann nicht beantwortet werden. RUF et al. neigen allerdings zu der Ansicht, daß nicht nur der passive Transport im Transpirationsstrom für die Aufnahme verantwortlich ist.

T a b e l l e 27

Osmotischer Druck (Atm.) des Preßsaftes von Maispflanzen in verschiedenen Lutrol- und Salzkonzentrationen nach 2 und 4 Wochen Versuchsdauer. (Mittelwerte aus 4 Wiederholungen)

Atm.	2 Wochen		4 Wochen	
	Atm.	rel.	Atm.	rel.
Kontr. 0,54	6,60	100	7,38	100
<u>Lutrol-</u> <u>reihe</u>				
1,26	7,56	114,5	8,22	111,4
2,04	8,46	128,2	9,00	121,9
2,82	9,24	140,0	9,60	130,1
3,72	10,08	152,7	10,26	139,0
4,68	11,04	167,3	10,74	145,5
<u>Salz-</u> <u>reihe</u>				
1,26	5,46	82,7	6,96	94,3
2,10	5,64	85,4	7,02	95,1
2,94	6,00	90,9	7,38	100,0
3,78	6,30	95,6	7,80	105,7
4,68	6,66	100,9	8,46	114,6

Auch die Arbeiten von WINTER (1961) haben gezeigt, daß Lutrol mit niedrigem Molekulargewicht in die Pflanzen eintritt und weitertransportiert wird. Dagegen haben LAGLERERFF und EAGLE (1961), die mit einem PEG von höherem Molekulargewicht (20 000) arbeiteten, keine Aufnahme dieses Stoffes festgestellt. Ebenfalls wurde keine Erhöhung des osmotischen Druckes des Blattsaftes von Pflanzen, die in Lösungen mit PEG 20 000 gewachsen waren, beobachtet. Es bestand sogar eine Abnahme des osmotischen Druckes um 20-30 % im Vergleich zu den Pflanzen, die nur in Nährlösung gewachsen waren.

Um den analytischen Beweis für die Lutrolaufnahme zu erbringen, wurde mit der bereits beschriebenen Methode von NYDEN (1955) versucht, eine Lutrolbestimmung im trockenen Pflanzenmaterial durchzuführen. Es gelang aber nur ein qualitativer Nachweis, so daß auf die Wiedergabe der gefundenen Werte verzichtet wird. Die Methode ist zur quantitativen Untersuchung von pflanzlichem Material offensichtlich nicht geeignet.

2. Lutrol- und Salzwirkungen auf Aufnahme und Transport von ^{86}Rb und ^{32}P bei jungen Gerstenpflanzen

Zur gleichen Frage wie bei den Wasserkulturversuchen mit Mais wurde eine weitere Untersuchung mit intakten jungen Gerstenpflanzen durchgeführt mit dem Ziel, den Einfluß des steigenden osmotischen Drucks des Außenmediums durch Zugabe von Lutrol und Salzen auf die Aufnahme und den Transport von Rubidium und Phosphat in kurzfristigen Versuchen (4 Std.) zu untersuchen. ^{86}Rb (anstelle von K) und ^{32}P wurden ausgewählt, weil sie aufgrund ihrer Strahlung und Halbwertszeiten methodische Vorteile bieten.

Die Anzucht des Versuchsmaterials erfolgte in der vorher beschriebenen Weise (S. 23). Nachdem die Pflanzen sieben Tage lang auf einem Nylonnetz in Nährlösung angezogen worden waren, wurde das Endosperm entfernt und dreimal 25 gleichmäßig gewachsene Pflanzen in eine Neubauerschale gegeben, die mit 450 ml entsprechender Anzuchtlösung gefüllt war. Die Pflanzen wurden in einem der Schale aufgesetzten Deckel mit Schaumgummi befestigt. Jeder Versuch bestand aus elf Versuchsreihen mit je drei Parallelen zu je 25 Pflanzen, und zwar der Kontrollreihe sowie je fünf Versuchsreihen mit steigenden Lutrol- und Salzkonzentrationen. Konzentration und osmotischer Druck der Lösungen entsprachen den bereits beschriebenen Wasserkulturversuchen mit Mais. Am nächsten Tag wurden je 25 Pflanzen in Becher mit 200 ml normaler, d.h. K und P enthaltende Nährlösung gegeben, die mit ^{86}Rb oder ^{32}P markiert war, ebenfalls die entsprechende Lutrol- oder Salzkonzentrationen enthielten. Die effektive Aktivität der Aufnahmelösung betrug für beide Elemente 100 $\mu\text{C/l}$.

Nach einer Aufnahmezeit von vier Stunden wurden die Pflanzen aus der markierten Lösung genommen und die Wurzeln auf einer Absaugnutsche fünfmal gründlich gewaschen, um die noch oberflächlich anhaftenden und im scheinbar freien Raum (apparent free space = aFS) vorhandenen (MORF und STEVENS 1952, MORF 1953) befindlichen nicht absorbierten ^{86}Rb - oder ^{32}P -Ionen (Ionen im

water free space WFS) (BRIGGS und ROBERTSON 1957) zu entfernen. Im Anschluß daran wurden Wurzeln und Sprosse voneinander getrennt, bei 105°C im Trockenschrank getrocknet und, nachdem sie im Exsikkator erkaltet waren, gewogen. Die Substanzen wurden dann in 50 ml-Kölbchen mit Veraschungsgemisch auf dem Sandbad naß verascht. Nach Abkühlen wurde mit aqua dest. bis zur Marke (50 ml) aufgefüllt. Die Messung der Radioaktivität erfolgte mit Hilfe eines Geiger-Müller-Flüssigkeitszählrohres von 15 ml Inhalt (Strahlungsmeßgerät Fh 49) im Vergleich mit entsprechenden Standardlösungen.

Aus den Ergebnissen der Untersuchung mit R u b i d i u m (Tab. 28) geht hervor, daß der ansteigende osmotische Druck in der Lutrolreihe keine nennenswerte Wirkung auf die ^{86}Rb -Aufnahme in die Wurzel hatte. Der leichte Anstieg war nicht gesichert und lag innerhalb des Fehlerbereiches der Versuchsmethode. Andererseits bestand mit zunehmender Lutrolkonzentration ein Abfall in der ^{86}Rb -Verlagerung in die Sprosse gegenüber der Kontrolle, der besonders deutlich bei höheren Konzentrationsstufen erkennbar war.

Im Gegensatz zur Lutrolreihe hemmten bei der Salzreihe steigende Na- und Mg-Zusätze sowohl die ^{86}Rb -Aufnahme in die Wurzel als auch in den Sproß. Die Abnahme der Rb-Gehalte in den Sprossen war hier viel stärker als bei der Lutrolreihe; bei der höchsten Salzkonzentration betrug der Abfall des ^{86}Rb -Gehaltes der Wurzel etwa 57 % und bei den Sprossen rd. 65 % desjenigen der Kontrolle. Eine hemmende Wirkung von Na auf die ^{86}Rb -Aufnahme wurde auch von EPSTEIN und HAGEN (1952), EPSTEIN (1961) sowie TANADA (1963) gefunden.

EPSTEIN (1961) stellte in Versuchen mit abgeschnittenen jungen Gerstenwurzeln fest, daß sich in Anwesenheit von Na (20 mmol) die Höhe der Rb-Aufnahme verminderte, daß jedoch die zusätzliche Anwesenheit von Ca eine solche Verminderung ausschließt. Eine solche, die Wirkung des Na auf die Rb-Aufnahme aufhebende Wirkung, konnte er jedoch für Mg nicht feststellen. Diese Ergebnisse stimmen mit den Resultaten des eigenen Versuches überein. Eine Mittelstellung zwischen Ca und Mg scheinen Sr

T a b e l l e 23

Einfluß steigender Lutrol- und Salzkonzentrationen auf
die Aufnahme und den Transport von ^{86}Rb ($\mu\text{C}^{86}\text{Rb/g Tr.S.}$)
 (Mittelwerte aus 3 Wiederholungen zu je 25 Gerstenpflanzen)

Atm.	S p r o ß		W u r z e l	
	μC	rel.	μC	rel.
Kontr. 0,54	0,630	100	2,46	100
<u>Lutrol-</u>				
<u>reihe</u>				
1,26	0,623	98,9	2,57	104,5
2,04	0,605	96,0	2,66	108,1
2,82	0,537	85,2	2,54	103,3
3,72	0,509	80,8	2,56	104,1
4,68	0,384	61,0	2,39	97,2

<u>Salz-</u>				
<u>reihe</u>				
1,26	0,485	77,0	2,00	81,3
2,10	0,428	67,9	1,87	76,0
2,94	0,324	51,4	1,46	58,9
3,78	0,290	46,0	1,35	54,9
4,68	0,223	35,4	1,05	42,7

und Ba einzunehmen, wie aus nachstehender Übersicht zu entnehmen ist. Es handelt sich dabei um Versuchsergebnisse von EPSTEIN (1961) über die Wechselwirkungen zwischen zweiwertigen Kationen und Na auf die Rubidium-Aufnahme.

Der Einfluß zweiwertiger Kationen auf die Hemmung der Rb-Aufnahme durch Na-Ionen (nach EPSTEIN 1961)

Na-Konz. m mol	2-wert. Kationen	Rb-Aufnahme mol/g/h	Kontr. %
0	-	6,6	-
0	Ca	6,9	-
20	-	2,0	100
20	Mg	2,3	115
20	Ca	4,3	215
20	Sr	3,2	160
20	Ba	3,5	175

Die Ergebnisse des Versuches über die P - A u f n a h m e sind in Tabelle 29 enthalten. Wie beim ^{86}Rb ist auch bei der Phosphatverlagerung in die Sprosse sowohl bei der Lutrol- als auch bei der Salzreihe eine Hemmung festzustellen. Die Abnahme des ^{32}P -Gehaltes in der Lutrolreihe ist etwa gleich stark wie die des ^{86}Rb -Gehaltes, der ^{86}Rb -Gehalt in der Salzreihe nimmt jedoch viel stärker ab als der ^{32}P -Gehalt, der bei der höchsten Konzentrationsstufe noch etwa 85 % desjenigen der Kontrolle beträgt. Dagegen bleibt die Aufnahmerate von ^{32}P in die Wurzel bei allen Konzentrationsstufen beider Osmotika konstant. Kleinere Unterschiede sind nicht gesichert und liegen innerhalb des Fehlerbereiches der Versuchsmethodik.

Der von MARSCHNER et al. (1965) beobachtete Befund eines höheren ^{32}P -Gehaltes von Wurzeln mit steigender Lutrolkonzentration gegenüber der Kontrolle wird hier also nicht bestätigt.

Bei solchen Untersuchungen ist das gründliche Auswaschen der Wurzel besonders wichtig (vgl. auch HERWIG 1963 und MARSCHNER et al. 1965). Wie auch MARSCHNER selbst berichtet, kann ein höherer ^{32}P -Gehalt der Wurzel in Gegenwart von PEG somit in erster Linie durch ungenügende Entfernung von auswaschbaren Phosphaten aus der Wurzel am Versuchsende entstehen und nicht durch Förderung der tatsächlichen Aufnahme. Der eigene Versuch zeigt weiterhin deutlich, daß Lutrol im Gegensatz zu den Ergebnissen von HERWIG (1963) mit Glukose und Fruktose nicht in der Lage ist, die ^{32}P -Aufnahme bei Wurzeln zu erhöhen. Bemerkenswert ist jedoch die Einschränkung der Phosphatverlagerung in die Sprosse mit Erhöhung des osmotischen Druckes der Außenlösung durch steigende Lutrolkonzentrationen, was auch mit den Ergebnissen von ALLERUP und NIELSEN (1962), LINSER et al. (1962), LINSER und HERWIG (1963) und MARSCHNER et al. (1965) übereinstimmt.

Es muß deshalb auch aus diesem Grunde angenommen werden, daß Lutrol in die Pflanzen eingetreten ist und einen Einfluß auf den Stoffwechsel bzw. die Transportmechanismen ausübt.

In Zusammenhang mit den Beobachtungen, daß eine 0,3 mol Lutrol-lösung nicht den gleichen osmotischen Wert ergab wie eine gleichkonzentrierte Glukoselösung, wurden die PEG mit den von MARSCHNER et al. (1965) angegebenen Molekulargewichten zur Herstellung von Lösungen bestimmter molarer Konzentrationen verwendet und deren Gefrierpunktserniedrigung gemessen. Bei der Umrechnung auf osmotischen Druck ergaben sich außerordentlich starke Abweichungen von den theoretisch zu erwartenden Werten bei den PEG mit den höheren Molekulargewichten.

Es wurden Werte gefunden, die um das 10fache höher lagen, als nach den molaren Konzentrationen zu erwarten war (Tab. 30).

T a b e l l e 29

Einfluß steigender Lutrol- und Salzkonzentration auf die Aufnahme und den Transport von ^{32}P ($\mu\text{C } ^{32}\text{P/g Tr.S.}$)
(Mittelwerte aus 3 Wiederholungen zu je 25 Gerstenpflanzen).

Atm.	S p r o ß μC	rel.	W u r z e l μC	rel.
Kontr. 0,54	0,458	100	2,20	100
<u>Lutrol-</u>				
<u>reihe</u>				
1,26	0,471	102,8	2,23	101,4
2,04	0,438	95,6	2,21	100,5
2,82	0,410	89,5	2,24	101,8
3,72	0,370	80,8	2,34	106,4
4,68	0,316	69,0	2,32	105,5

<u>Salz-</u>				
<u>reihe</u>				
1,26	0,450	98,3	2,17	96,6
2,10	0,446	97,4	2,22	100,9
2,94	0,424	92,6	2,28	102,7
3,78	0,401	87,6	2,22	100,9
4,68	0,387	84,5	2,14	97,3

T a b e l l e 30

Osmotischer Druck von PEG mit unterschiedlichen Molekulargewichten

Mol. Gew.	400	1000	4000
mmol	Atm.	Atm.	Atm.
30	0,72	0,84	3,24
60	1,44	1,92	16,32
90	2,28	3,36	-
120	3,24	5,40	-

Dies deutet darauf hin, daß es sich bei den PEG mit höherem Molekulargewicht nicht um einheitliche Substanzen handelt, sondern daß auch niedrigere molekulare Anteile in größeren Mengen enthalten sind.

Es erscheint deshalb nicht ausgeschlossen zu sein, daß die von MARSCHNER et al. beobachtete Hemmung der Phosphatverlagerung in den Sproß weniger in dem Molekulargewicht der verwendeten PEG ihre Ursache hat, sondern daß möglicherweise die Gesetzmäßigkeit für die Umrechnung von gemessenen Gefrierpunktserniedrigungen auf osmotische Drucke bei organischen Stoffen mit höheren molekulargewichten nur noch bedingt Gültigkeit haben.

C. Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Nährstoffaufnahme-, transport und Efflux

1. Einfluß von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit auf Aufnahme, Transport und Efflux von ^{86}Rb und ^{32}P bei intakten Gerstenpflanzen

Bei den Untersuchungen über die Wirkung steigenden osmotischen Druckes durch Lutrol und Salze wurde sowohl die Ionenverlagerung in die Sprosse als auch die Transpiration verringert. Aus den Ergebnissen konnte geschlossen werden, daß die Transpirationsintensität den Ionentransport in die Sprosse beeinflusst.

Um die Frage der Zusammenhänge zwischen Ionenverlagerung in die Sprosse und Transpirationsstrom weiter zu beleuchten, wurden bei unterschiedlicher Luftfeuchtigkeit Versuche mit ^{86}Rb und ^{32}P bei intakten Gerstenpflanzen durchgeführt.

Die Anzucht und Vorbereitung der Versuchspflanzen geschah in der üblichen Weise. Beide Untersuchungen umfaßten jeweils vier Versuchsreihen, jede aus drei Parallelen mit je 25 Pflanzen bestehend. Die Pflanzen wurden zwei Stunden in 200 ml der mit ^{86}Rb oder ^{32}P markierten Aufnahmelösung gestellt. Dieselbe war eine normale, aber mit ^{86}Rb oder ^{32}P markierte Nährlösung.

Der Markierungsgrad betrug 40 μC /Gefäß oder je 200 ml.

Zwei der vier parallelen Versuchsreihen standen in einem Raum mit einer relativen Luftfeuchtigkeit von 27-30 % und einer Temperatur von 21-22° C, während die beiden anderen in einer feuchten Kammer aufgestellt wurden, in der die relative Luftfeuchtigkeit durch Sättigung der Atmosphäre mit Wasserdampf auf 85-90 % erhöht wurde, bei einer Temperatur von 23-24° C. Nach der zweistündigen Aufnahmezeit wurden die Pflanzen aus der markierten Lösung entfernt und die Wurzel in der bekannten Weise fünfmal gründlich gewaschen. Zur anschließenden Bestimmung des ^{86}Rb - sowie des ^{32}P -Effluxes wurde eine der beiden parallelen Versuchsreihen sowohl aus der niedrigen als auch der hohen Luftfeuchtigkeit in eine 0,1 molare bzw. 0,3 molare Mannitlösung gestellt, zur Ermittlung des P- und Rb-Effluxes an den entsprechenden Elementen. Die Pflanzen blieben noch 2 Std. unter den bisherigen Luftfeuchtigkeitsverhältnissen.

Alle halbe Stunde wurde die Effluxlösung gewechselt und die Aktivität darin gemessen. Daraufhin wurden die Pflanzen erneut gewaschen, in Sprosse und Wurzeln getrennt, getrocknet und zur Messung der Aktivität weiter verarbeitet. Die Meßergebnisse (Tab. 31 und 33) zeigen den deutlichen Unterschied, der sich sowohl bei der Rubidium- als auch bei der Phosphat-Verlagerung in die Sprosse in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit ergibt. Dagegen gibt es bei den Wurzeln keinen großen Unterschied in der Rubidium- und Phosphat-Aufnahme in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit. RUSSELL und SHORROCKS (1959) konnten ebenfalls feststellen, daß die Transpiration keinen Einfluß auf den Rubidium-Gehalt der Wurzel hat; PETERSON (1960) fand für Sulfat das gleiche.

Aus diesen Resultaten kann geschlossen werden, daß in kurzfristigen Versuchen die Einschränkung der Transpiration durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit die ^{86}Rb - und ^{32}P -Verlagerung in die Sprosse stark beeinflusst; die Wurzeln dagegen werden kaum betroffen.

Ein Zusammenhang zwischen Transpiration und passiver Ionenverlagerung in die Sprosse mit dem Wasserstrom ist auch von HYLMÖ (1953), WIEBE und KRAMER (1954), EPSTEIN (1956), KRAMER (1957), KYLIN und HYLMÖ (1957), HYLMÖ (1958), PETERSON (1960), SMITH (1960), KIHMAN-FALK (1961), JENSEN (1962) und HERWIG (1963) beschrieben worden. Demgegenüber haben MARSCHNER et al. (1965) festgestellt, daß eine Einschränkung der Transpiration keinen Einfluß auf die Phosphatverlagerung in den Sproß ausübt. Die Meßergebnisse der Effluxlösungen von ^{86}Rb und ^{32}P sind in den Tabellen 32 und 34 festgehalten. Die Werte sind am höchsten in der ersten halben Stunde, mit der Zeit nimmt die Effluxrate dann ab (vgl. MICHAEL und MARSCHNER 1958; MENGEL 1964). Der Efflux in der 0,3 molaren Mannitlösung ist stets höher als in der 0,1 molaren Lösung. Bei hoher Luftfeuchtigkeit ist die Ionenabgabe in die Mannitlösungen geringfügig höher als bei niedriger, was möglicherweise eine direkte Folge der stärkeren Wasseraufnahme bei niedriger Luftfeuchtigkeit ist.

T a b e l l e 31

Einfluß von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit auf den ^{86}Rb -Gehalt ($\mu\text{C } ^{86}\text{Rb/g Tr.S.}$) von Gerstenpflanzen nach 2-stündiger Aufnahme und anschließend 2-stündigen Efflux in 0,1- und 0,3 molare Mannitlösung (Mittelwerte aus 3 Wiederholungen).

Behandlung	niedrige L.F.		hohe L.F.	
	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit
Sproß	0,780	0,683	0,482	0,350
Wurzel	4,01	3,93	3,95	3,80

T a b e l l e 32

Einfluß von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit auf den Efflux von ^{86}Rb (Imp./min.) in 0,1 - und 0,3 molarer Mannitlösung. (Mittelwerte aus 3 Wiederholungen zu je 25 Gerstenpflanzen).

Zeit	niedrige L.F.		hohe L.F.	
	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit
0,5 h	5502	6842	6359	7097
1,0 h	1218	1408	1368	1511
1,5 h	893	942	1020	980
2,0 h	902	1013	784	826

T a b e l l e 33

Einfluß von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit auf den ^{32}P -Gehalt (μC $^{32}\text{P}/\text{g}$ Tr.S.) von Gerstenpflanzen nach 2-stündiger Aufnahme und anschließend 2-stündigen Efflux in 0,1- und 0,3 molare Mannitlösung.
(Mittelwerte aus 3 Wiederholungen)

Behandlung	niedrige L.F.		hohe L.F.	
	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit
Sproß	0,273	0,221	0,149	0,127
Wurzel	0,493	0,486	0,519	0,514

T a b e l l e 34

Einfluß von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit auf den Efflux von ^{32}P (Imp./min.) in 0,1- und 0,3 molarer Mannitlösung (Mittelwerte aus 3 Wiederholungen zu je 25 Gerstenpflanzen).

Zeit	niedrige L.F.		hohe L.F.	
	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit	0,1 mol Mannit	0,3 mol Mannit
0,5 h	5319	6715	5866	7097
1,0 h	809	937	817	955
1,5 h	302	493	351	520
2,0 h	311	431	377	426

2. Zeitstufenversuch über Aufnahme und Transport von ^{86}Rb in Abhängigkeit von niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit bei jungen Gerstenpflanzen

Zur Untersuchung des Einflusses von Zeit und Transpiration auf die Aufnahme und den Transport von ^{86}Rb in den Sproß wurden acht Tage alte Gerstenpflanzen verwendet. Anzucht und Vorbereitung des Pflanzenmaterials wurden bereits vorher beschrieben. Je 25 Pflanzen, die ein Versuchsglied bilden, wurden in 200 ml markierter Nährlösung gebracht (die effektive Aktivität betrug 20 μC /Gefäß). Der Versuch bestand aus 30 Versuchsgliedern, wovon 15 bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 30-33 %, und die übrigen zur Einschränkung der Transpiration in einer Kammer mit hoher relativer Luftfeuchtigkeit (85-90 %) aufgestellt wurden. In Zeitabständen von einer Stunde wurden je drei Gefäße aus niedriger und aus hoher Luftfeuchtigkeit herausgenommen, die Pflanzen aus der Aufnahme-lösung entfernt und in bereits beschriebener Weise die Wurzeln fünfmal gründlich gewaschen, von den Sprossen getrennt, getrocknet und zur Messung der Aktivität vorbereitet.

Die Ergebnisse dieses Versuches (Tab. 35) zeigen den deutlichen Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf den Rb-Transport in den Sproß, der im Laufe der Aufnahmezeit ständig zunahm. Bei der Wurzel bestand auch hier praktisch kein Unterschied in der Aufnahme in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit (Tab. 35) (vgl. auch RUSSELL und SHORROCKS 1959). Außer dem Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Rb-Verlagerung in den Sproß zeigt der Versuch ganz allgemein, daß mit zunehmender Aufnahmezeit die Ionenaufnahme und der Ionentransport in den Sproß ansteigt. Die Untersuchungen von BRIGGS und ROBERTSON (1957), LATIES (1959), MARSCHNER und MENGEL (1962), MENGEL und SCHNEIDER (1965) über die Ionenaufnahme in Abhängigkeit von der Zeit weisen vergleichbare Ergebnisse auf.

T a b e l l e 35

Zeitstufenversuch (1 - 5 h) über Aufnahme und Transport
von ^{86}Rb ($\mu\text{C } ^{86}\text{Rb/g Tr. S.}$) durch junge Gerstenpflanzen
bei niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit
 (Mittelwerte aus 3 Wiederholungen zu je 25 Pflanzen).

Zeit	W u r z e l		S p r o ß	
	L. F.		L. F.	
	niedrige	hohe	niedrige	hohe
1 h.	1,18	1,16	0,135	0,097
2 h.	1,82	2,00	0,326	0,202
3 h.	2,79	2,95	0,508	0,371
4 h.	3,57	3,38	0,748	0,519
5 h.	4,22	4,07	0,924	0,686

3. Einfluß der Tageszeit und Luftfeuchtigkeit auf Aufnahme, Transport und Efflux von ^{86}Rb bei jungen Gerstenpflanzen

Bei diesem Versuch sollte überprüft werden, ob und inwieweit Nährstoffaufnahme und Transport vom Tagesrhythmus beeinflusst werden. Auch dieser Versuch wurde mit ^{86}Rb unter Verwendung acht Tage alter Gerstenpflanzen durchgeführt. 25 Pflanzen stellten ein Versuchsglied dar, vier solche parallelen Versuchsglieder eine Versuchsreihe. Insgesamt wurden acht Versuchsreihen aufgestellt, wiederum vier bei niedriger und vier bei hoher Luftfeuchtigkeit. Der Versuch wurde zweimal, an zwei verschiedenen Tagen, jedesmal in genau der gleichen Weise von 8⁰⁰ - 21⁰⁰ Uhr durchgeführt. Aus den Ergebnissen beider Versuche wurden die Mittelwerte errechnet; sie sind in der Tabelle 36 aufgeführt.

Die Versuchszeiten sind folgende:

1. Aufnahme von 8 ⁰⁰ - 10 ⁰⁰ Uhr	1. Efflux 10 ⁰⁰ - 12 ⁰⁰ Uhr
2. Aufnahme von 11 ⁰⁰ - 13 ⁰⁰ Uhr	2. Efflux 13 ⁰⁰ - 15 ⁰⁰ Uhr
3. Aufnahme von 14 ⁰⁰ - 16 ⁰⁰ Uhr	3. Efflux 16 ⁰⁰ - 18 ⁰⁰ Uhr
4. Aufnahme von 17 ⁰⁰ - 19 ⁰⁰ Uhr	4. Efflux 19 ⁰⁰ - 21 ⁰⁰ Uhr

Das Volumen der mit ^{86}Rb markierten zur Aufnahme bestimmten Nährlösung (100 $\mu\text{C}/\text{l}$) betrug für jedes Versuchsglied 200 ml. Nach zweistündiger Aufnahmezeit wurden die Pflanzen aus der markierten Lösung entfernt und die Wurzeln mit aqua dest. fünfmal gründlich gewaschen. Zur Feststellung des Efflux' wurden je zweimal 25 Pflanzen in jeweils 200 ml 0,1 mol und je zweimal 25 Pflanzen in 0,3 mol Mannit für zwei Stunden in niedrige und hohe Luftfeuchtigkeit gebracht. Alle halbe Stunde wurden die Lösungen gewechselt, in denen anschließend die Effluxrate bestimmt wurde. Nach dieser Zeit wurden die Pflanzen aus der Effluxlösung entfernt, die Wurzeln gewaschen, Sprosse und Wurzeln getrennt, getrocknet und in der üblichen Weise für die Messung der Aktivität vorbereitet.

Zum Erscheinungsbild der Pflanzen während der Versuchsdurchführung ist zu bemerken, daß die Pflanzen, die in 0,3 mol Mannitlösung bei niedriger Luftfeuchtigkeit standen, nach etwa 1/2 - 1 Stunde Welkeerscheinungen zeigten, die mit der Zeit immer deutlicher wurden und am Nachmittag stärker waren. Die Pflanzen mit hoher Luftfeuchtigkeit guttierten während der Aufnahmezeit. Bei den Pflanzen in 0,3 mol Mannit schieden sich am Ende des Versuchs an den Blatträndern und Blattspitzen weiße Absonderungen aus, bei denen es sich um Mannit gehandelt haben dürfte. Vermutlich wurde der Mannit mit dem Wasserstrom in die Pflanze gesaugt, in die oberirdischen Teile transportiert und mit dem Transpirationswasser an Blatträndern und Blattspitzen wieder ausgeschieden. Die Aufnahme und der Transport von Mannit wurde bereits im Kapitel über die Kohlenhydrataufnahme diskutiert (s. S. 44). Die Meßergebnisse sind in der Tabelle 36 zusammengestellt. Es kann hieraus nicht geschlossen werden, daß die Tageszeit sowohl bei niedriger als auch bei hoher relativer Luftfeuchtigkeit einen Einfluß auf die Rubidium-Aufnahme in die Wurzel hatte. Der leichte Anstieg bei niedriger Luftfeuchtigkeit ist nicht gesichert und liegt innerhalb des Fehlerbereiches der Versuchsmethode.

Dagegen ist bei der ^{86}Rb -Verlagerung in die Sprosse sowohl bei niedriger als auch bei hoher Luftfeuchtigkeit eine Abnahme mit fortschreitender Tageszeit festzustellen. Weiterhin besteht zu allen Tageszeiten ein deutlicher Unterschied im ^{86}Rb -Gehalt zwischen niedriger und hoher Luftfeuchtigkeit; bei niedriger Luftfeuchtigkeit liegen die Werte deutlich höher. Die Pflanzen in 0,3 mol Mannit zeigten bei Versuchsende niedrigere ^{86}Rb -Gehalte als die aus der 0,1 mol Mannitlösung. Die Messung des ^{86}Rb -Effluxes in den Mannitlösungen ergab höhere Effluxraten bei 0,3 mol Mannit als bei 0,1 molar. Da die Meßwerte in den einzelnen Effluxlösungen aber sehr stark differierten, können keine gesicherten Aussagen hinsichtlich des Effluxverlaufes gemacht werden, weshalb auf eine Wiedergabe dieser Werte verzichtet wird.

T a b e l l e 36

Einfluß der Tageszeit auf den ^{86}Rb -Gehalt ($\mu\text{C } ^{86}\text{Rb/g Tr.S.}$)
von Gerstenpflanzen nach 2-stündiger Aufnahme und anschlies-
sendem 2-stündigen Efflux. (Mittelwerte aus Versuchen mit
 2 Wiederholungen)

		S p r o ß			
Behandlung	Zeit der	niedrige L.F.		hohe L.F.	
Aufnahme	Efflux	0,1 mol	0,3 mol	0,1 mol	0,3 mol
		Mannit	Mannit	Mannit	Mannit
8 ⁰⁰ -10 ⁰⁰	10 ⁰⁰ -12 ⁰⁰	0,487	0,396	0,310	0,236
11 ⁰⁰ -13 ⁰⁰	13 ⁰⁰ -15 ⁰⁰	0,483	0,385	0,283	0,219
14 ⁰⁰ -16 ⁰⁰	16 ⁰⁰ -18 ⁰⁰	0,439	0,356	0,247	0,211
17 ⁰⁰ -19 ⁰⁰	19 ⁰⁰ -21 ⁰⁰	0,392	0,325	0,238	0,206

W u r z e l

		niedrige L.F.		hohe L.F.	
Behandlung	Zeit der	0,1 mol	0,3 mol	0,1 mol	0,3 mol
Aufnahme	Efflux	Mannit	Mannit	Mannit	Mannit
8 ⁰⁰ -10 ⁰⁰	10 ⁰⁰ -12 ⁰⁰	1,69	1,63	1,82	1,75
11 ⁰⁰ -13 ⁰⁰	13 ⁰⁰ -15 ⁰⁰	1,79	1,66	1,77	1,67
14 ⁰⁰ -16 ⁰⁰	16 ⁰⁰ -18 ⁰⁰	1,80	1,68	1,80	1,78
17 ⁰⁰ -19 ⁰⁰	19 ⁰⁰ -21 ⁰⁰	1,83	1,78	1,95	1,71

D. Spezifische Wirkungen von CaCl_2 auf Nährstoffaufnahme und -abgabe

1. Einfluß steigender CaCl_2 -Konzentrationen im Aufnahmemedium auf Aufnahme und Transport von ^{42}K und ^{86}Rb bei intakten jungen Gerstenpflanzen.

Die Nährstoffaufnahme und der -transport werden außer durch den osmotischen Druck der Außenlösung und der damit in Zusammenhang stehenden Transpiration durch eine größere Zahl weiterer exogener und endogener Faktoren beeinflusst. Im Zusammenhang mit den Wirkungen des osmotischen Druckes wurde auch der Einfluß steigender CaCl_2 -Konzentrationen auf die Aufnahme und den Transport von ^{42}K sowie ^{86}Rb untersucht. Verschiedene Versuche haben gezeigt, daß steigende Ca-Konzentrationen in der Nährlösung die Aufnahme von K^+ und Br^- fördern, und zwar über einen großen Bereich sowohl der Ca- als auch der KBr-Konzentrationen (VIETS 1944). Der nach diesem Autor benannte V i e t s - E f f e k t, d.h. die durch Ca bewirkte Aufnahmeerhöhung insbesondere für Kalium, wurde seither mehrmals bestätigt (WADLEIGH et al. 1950; OVERSTREET et al. 1952), BURSTRÖM 1954; KAHN, HANSON 1957; MIDDLETON und RUSSELL 1958; BANGE und OVERSTREET 1960; JAKOBSON et al. 1960 und 1961; EPSTEIN 1961; EPSTEIN et al. 1962; HIGINBOTHAM et al. 1962; TANADA 1962; WASEL 1962; RAINS et al. 1964; HANDLEY et al. 1965; LEGGET und EPSTEIN 1965; LEGGET et al. 1965; HELAL 1966). Die Mehrzahl dieser Untersuchungen erfolgte an abgeschnittenen Wurzeln. Für Kalium und Rubidium wurde hierbei gleiches Verhalten gefunden.

Unter bestimmten Bedingungen sollen ^{86}Rb und ^{42}K in gleicher Weise in die Wurzeln eindringen und die Aufnahme dieser Ionen eine Funktion gleicher Parameter - Zeit, Kationenkonzentration, Temperatur, Sauerstoff - sein, so daß ^{86}Rb als Markierer für K dienen kann. Wegen seiner längeren Halbwertszeit wird ^{86}Rb deshalb oft an Stelle von ^{42}K mit seiner relativ kurzen Halbwertszeit (etwa 12 h) verwendet. Um die Frage zu untersuchen,

ob ^{42}K und ^{86}Rb tatsächlich in gleicher Weise aufgenommen und transportiert werden, und ob V i e t s - E f f e k t für beide Elemente in gleicher Weise zutrifft, wurde der folgende Versuch mit acht Tage alten Gerstenpflanzen durchgeführt, deren Anzucht und Vorbereitung in der bekannten Weise vorgenommen wurde. Der Versuch bestand aus zehn Versuchsgliedern, die jeweils 25 Pflanzen umfaßten. Die Pflanzen von fünf Versuchsgliedern nahmen vier Stunden lang markiertes Kalium ($200\text{ }\mu\text{C/l}$) aus einer Lösung mit $1\text{ mmol KNO}_3 + 1\text{ mmol KCl}$ auf, wobei noch folgende CaCl_2 -Konzentrationen hinzugegeben wurden:

1. Versuchsreihe: $1\text{ mmol }^*\text{KNO}_3 + 1\text{ mmol KCl} + (\text{als Kontrolle})$
2. Versuchsreihe: $1\text{ mmol }^*\text{KNO}_3 + 1\text{ mmol KCl} + 10^{-5}\text{ mol CaCl}_2$
3. Versuchsreihe: $1\text{ mmol }^*\text{KNO}_3 + 1\text{ mmol KCl} + 10^{-4}\text{ mol CaCl}_2$
4. Versuchsreihe: $1\text{ mmol }^*\text{KNO}_3 + 1\text{ mmol KCl} + 10^{-3}\text{ mol CaCl}_2$
5. Versuchsreihe: $1\text{ mmol }^*\text{KNO}_3 + 1\text{ mmol KCl} + 10^{-2}\text{ mol CaCl}_2$

Die Aktivierung des Kaliums erfolgte im Reaktor der Universität Mainz. Es wurden 250 mg KNO_3 für die Dauer von 6 Stunden in einem Neutronenfluß von $7 \times 10^{11}\text{ n/cm}^2\text{ sec.}$ bestrahlt, was eine Gesamtaktivität von etwa $0,6\text{ mC }^{42}\text{K}$ ergab.

Die anderen fünf Versuchsreihen nahmen dagegen ^{86}Rb ($50\text{ }\mu\text{C/l}$) aus der Lösung mit $1\text{ mmol RbNO}_3 + 1\text{ mmol RbCl}$ auf.

Die CaCl_2 -Konzentrationen wurden in gleicher Weise gesteigert wie in der ^{42}K -Reihe. Die stärkere Markierung der ^{42}K -Reihe erfolgte wegen der kürzeren Halbwertszeit dieses Isotopes. Jedes Versuchsglied (25 Pflanzen) stand in 200 ml der oben genannten Lösungen. Nach Beendigung der Aufnahmezeit (4 h) wurden die Pflanzen aus der markierten Lösung entfernt, mit aqua dest. gründlich und für alle Proben gleichmäßig gewaschen, in Wurzeln und Sprosse getrennt, getrocknet und nach der bekannten Methode zur Messung der Aktivität vorbereitet.

Tabelle 37 und 38 enthalten die Meßergebnisse. Sie machen deutlich, daß ^{42}K in stärkerem Maße als ^{86}Rb aufgenommen wurde, wobei für beide Elemente die Gehalte in der Wurzel viel höher lagen als die der Sprosse. Die K- und die Rb-Aufnahme wurden durch steigende CaCl_2 -Konzentrationen positiv beeinflusst, eine Erscheinung, die 1944 zum erstenmal von VIETS beobachtet und seither von mehreren Autoren (s.o.) bestätigt wurde. Ein Vergleich zwischen beiden Elementen zeigt, daß durch steigende CaCl_2 -Konzentrationen die gesamte Aufnahme (Sproß und Wurzel) beider Elemente gefördert wurde, allerdings war beim Kalium die absolute Menge (in mmol) höher als bei Rubidium. Der Viets-Effekt trifft also für beide Elemente zu, wenn auch in unterschiedlicher Stärke. Bemerkenswert ist weiter ein deutlicher Unterschied zwischen beiden Elementen im Hinblick auf die Verteilung in der Pflanze. Während beim Kalium bei steigenden CaCl_2 -Konzentrationen eine zunehmende Verlagerung in den Sproß erfolgt, bleibt beim Rubidium die Menge im Sproß nahezu unverändert. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen HANDLEY et al. (1965) und MAYNARD und BALKER (1965); diese Autoren sind der Ansicht, daß Versuchsergebnisse mit ^{86}Rb nur bedingt auf Kalium übertragen werden können.

Einfluß steigender CaCl_2 -Konzentrationen auf Aufnahme und Transport von ^{42}K ($\text{mmol} \times 10^{-2} \text{ K/g Tr.S.}$) in Gerstenpflanzen (Mittelwerte aus

3 Parallelen zu je 25 Pflanzen)

W u r z e l		S p r o ß		Gesamte	
Behandlung	$\text{mmol} \times 10^{-2}$	Ca-Wirk.	$\text{mmol} \times 10^{-2}$	Ca-Wirk.	Aufnahme Ca-Wirk.
Kontr.	9,7	-	1,8	-	11,5
$10^{-5} \text{ mol CaCl}_2$	9,9	0,2	2,0	0,2	11,9
$10^{-4} \text{ mol CaCl}_2$	10,4	0,7	2,1	0,3	12,5
$10^{-3} \text{ mol CaCl}_2$	10,5	0,8	2,1	0,3	12,6
$10^{-2} \text{ mol CaCl}_2$	11,1	1,4	2,5	0,7	13,6
					2,1

T a b e l l e 38

Einfluß steigender CaCl_2 -Konzentrationen auf Aufnahme und Transport von ^{86}Rb ($\text{mmol} \times 10^{-2} \text{ Rb/g Tr.S.}$) in Gerstenpflanzen. Mittelwerte aus

3 Parallelen zu je 25 Pflanzen.

W u r z e l		S p r o ß		Gesamte	
Behandlung	$\text{mmol} \times 10^{-2}$	Ca-Wirk.	$\text{mmol} \times 10^{-2}$	Ca-Wirk.	Aufnahme Ca-Wirk.
Kontr.	6,2	-	1,5	-	7,7
$10^{-5} \text{ mol CaCl}_2$	6,6	0,4	1,5	-	8,1
$10^{-4} \text{ mol CaCl}_2$	7,0	0,8	1,5	-	8,5
$10^{-3} \text{ mol CaCl}_2$	7,6	1,4	1,6	0,1	9,2
$10^{-2} \text{ mol CaCl}_2$	8,1	1,9	1,8	0,3	9,9
					2,2

2. Einfluss einer kurzfristigen CaCl_2 - und HCl -Vorbehandlung der Wurzel auf ^{86}Rb -aufnahme, - Transport und - Efflux bei jungen Gerstenpflanzen

Nachdem in den vorstehend beschriebenen Versuchen der Viets-Effekt im wesentlichen bestätigt werden konnte, wenn auch mit gewissen Unterschieden bei der Verlagerung von Kalium und Rubidium in den Sproß, war es von Interesse, zu untersuchen, ob nicht bereits eine Vorbehandlung der Pflanzenwurzel mit CaCl_2 zu einer erhöhten Nährstoffaufnahme führen kann. Da im Gegensatz zum Calcium der H^+ -Ionenkonzentration an den Sorptionsstellen der Wurzel ein hemmender Effekt auf die Nährstoffaufnahme zugeschrieben wird (ARNON und JOHNSON 1942; OVERSTREET et al. 1952; OVERSTREET 1957; RAINS et al. 1964; MARSCHNER und MENGEL 1966; WAISEL et al. 1966), wurde auch eine Vorbehandlung mit HCl vorgenommen.

Versuchsdurchführung: Von Pflanzen, die acht Tage in der normalen Nährlösung gewachsen waren, bildeten je dreimal 25 Pflanzen eine Versuchsreihe. Der Versuch bestand aus sechs solcher Reihen, die, bevor sie in die Aufnahmelösung gebracht wurden, folgendermaßen vorbehandelt wurden:

1. Versuchsreihe: Als Kontrolle sofort in die Aufnahmelösung
2. Versuchsreihe: 15 Min. in 3×10^{-3} mol CaCl_2
3. Versuchsreihe: 1 Min. in 0,001 n HCl
4. Versuchsreihe: 1 Min. in 0,01 n HCl
5. Versuchsreihe: 1 Min. in 0,001 n HCl
15 Min. in 3×10^{-3} mol CaCl_2
6. Versuchsreihe: 1 Min. in 0,01 n HCl
15 Min. in 3×10^{-3} mol CaCl_2

Die Pflanzenwurzeln wurden eine Minute lang in 0,001 und 0,01 n HCl getaucht und leicht bewegt, um die im freien Raum gebundenen Kationen weitgehend auszutauschen. Nach der HCl -Behandlung wurden die Wurzeln chloridfrei gewaschen.

Es sei an dieser Stelle erwähnt, daß diese kurzfristige Behandlung der Wurzel mit verdünnter HCl (0,001 und 0,01 n) keinen sichtbar negativen Einfluß auf die Funktionsfähigkeit der Wurzelzellen ausübt, wie eine mikroskopische Untersuchung der Plasmoströmung ergab.

Nach der oben beschriebenen Vorbehandlung wurden die Pflanzen zwei Stunden in die markierte Aufnahmelösung gestellt ($200 \mu\text{C } ^{86}\text{Rb/l}$). Danach wurden sie aus der markierten Lösung entfernt, die Wurzeln mit aqua dest. gründlich und gleichmäßig gewaschen und zur Feststellung des Effluxes in 0,01 mol Mannitlösung gebracht, die den gleichen osmotischen Druck wie die Nährlösung (0,3 Atm.) aufweist. Die Pflanzen blieben zwei Stunden in der Mannitlösung, die alle halbe Stunde gewechselt wurde. Anschließend wurden die Pflanzen wieder gewaschen, in Sprosse und Wurzeln getrennt, getrocknet und für die Messung der Aktivität vorbereitet.

Aus den Ergebnissen dieses Versuches (Tab. 39) geht hervor, daß die Pflanzen, deren Wurzeln kurzfristig (15 Min.) mit einer 3 mmol CaCl_2 -Lösung behandelt worden waren, einen Anstieg in der Aufnahme und dem Transport von ^{86}Rb in den Sproß zeigten (11 % in der Wurzel und ca 17 % in den Sprossen gegenüber der Kontrolle). Im Gegensatz dazu rief die nur eine Minute dauernde Behandlung mit 0,001 und 0,01 n HCl eine Abnahme des ^{86}Rb -Gehaltes von etwa 19 % in den Wurzeln und 9 % in den Sprossen gegenüber der Kontrolle hervor. Die Pflanzen aber, die zuerst eine Minute in HCl (0,001 und 0,01 n) und dann 15 Minuten mit CaCl_2 (3 mmol) behandelt wurden, zeigten keinen Abfall in der Rb-Aufnahme. Bei Behandlung mit 0,001 n HCl und dann mit CaCl_2 -Lösung ergab sich sogar ein etwa 12 %iger Anstieg in den Wurzeln und ein um rund 11 % erhöhter Rb-Transport in die Sprosse.

Zu fast den gleichen Ergebnissen bei ähnlicher Versuchsanstellung kamen auch ARNON und JOHNSON (1942), OERTLI et al. (1964), RAINS et al. (1964), MARSCHNER und MENDEL (1966) und WASEL et al. (1966).

T a b e l l e 39

Einfluß einer kurzfristigen CaCl_2 - und HCl - Vorbehandlung
auf ^{86}Rb -Aufnahme - und Transport ($\mu\text{C } ^{86}\text{Rb/g Tr.S.}$)

Mittelwerte aus 3 Parallelen zu je 25 Gerstenpflanzen).

Behandlung	W u r z e l		S p r o ß	
	μC	rel.	μC	rel.
Kontr.	3,67	100	0,715	100
CaCl_2	4,08	111,2	0,839	117,3
0,001 n HCl	2,98	81,2	0,551	91,0
0,01 n HCl	3,00	81,7	0,650	90,9
0,001 n HCl und CaCl_2	4,13	112,5	0,794	111,0
0,01 n HCl und CaCl_2	3,78	103,0	0,729	102,0

So z.B. fand OERTLI, daß bei Abwesenheit von Ca die Rb-Absorption aus Lösungen mit pH 3,9 mit der Zeit abnahm. Dies wurde verhindert, als nach 30 Minuten CaCl_2 zugegeben wurde. RAINS et al. stellten ebenfalls fest, daß die ^{86}Rb -Aufnahme in Abwesenheit von Ca aus den Lösungen bei pH 3,9 stark zurückging. Bei Gegenwart von Ca blieb sie über zwei Stunden hinweg konstant. Die Autoren interpretieren die Ergebnisse so, daß Ca den Absorptionsmechanismus der Wurzeln gegenüber der schädigenden Einwirkung der H-Ionen bei tiefliegendem pH-Wert der Außenlösung schützt.

Die eigenen Ergebnisse stützen diese Ansicht und zeigen, daß ein durch H-Ionen beeinträchtigter Aufnahmemechanismus durch eine nachträgliche Ca-Zufuhr wieder weitgehend funktionsfähig wird.

Aus den Effluxwerten (Tab. 40) geht hervor, daß der Rb-Efflux vorwiegend in der ersten halben Stunde erfolgte, und sich dann mit der Zeit stark verringerte. Die Effluxrate lag bei den Pflanzenwurzeln, die vorher mit 0,01 und 0,001 n HCl behandelt worden waren, höher als bei denen der Kontrolle und den mit CaCl_2 behandelten. Wenn auch die mikroskopische Beobachtung der Plasmaströmung keine Schädigung der Wurzelzellen erkennen ließ, so lassen verminderte Rb-Aufnahme und erhöhte Rb-Abgabe doch darauf schließen, daß die Funktionsfähigkeit der Zellen beeinträchtigt wurde, daß sie aber durch eine anschließende Ca-Behandlung weitgehend wiederhergestellt wurde. Ähnliche Befunde erzielten auch FAWZY et al. (1954), NIELSEN und OVERSTREET (1955), MURPHY (1959), JAKOBSON et al. (1960), MARSCHNER (1964), OERTLI (1964), und VAN STEVENINK (1965). Die Grenze für den Einfluß der H-Ionenkonzentration scheint nach Untersuchungen von WAISEL et al. (1966) bei etwa pH 3,5 zu liegen, denn erst unterhalb dieses Wertes traten merkliche Mengen von zunächst aufgenommenem ^{86}Rb wieder aus der Pflanze aus.

T a b e l l e 40

Einfluss einer kurzfristigen CaCl_2 - und HCl - Vorbehandlung
auf den Efflux von ^{86}Rb (Imp./min.) in 0,01 molare
Mannitlösung. (Mittelwerte aus 3 Parallelen zu je 25
 Gerstenpflanzen).

Behandlung	0,5 h	1,0 h	1,5 h	2,0 h
Kontr.	7604	2215	1893	1715
CaCl_2	8195	2244	2048	1839
0,001 n HCl	9192	2537	1942	1866
0,01 n HCl	9484	2682	2213	2104
0,001 n HCl und CaCl_2	8588	2197	1811	1613
0,01 n HCl und CaCl_2	9053	2101	2039	1676

IV. Diskussion der Versuchsergebnisse

a) Einfluß verschiedener Osmotika und des Lichtes auf die Ertragsbildung

Beim Studium des Einflusses des osmotischen Druckes der Nährlösung auf die pflanzliche Entwicklung können die verschiedensten Osmotika Verwendung finden. Grundsätzlich kann man organische und anorganische Stoffe unterscheiden. Häufig gebrauchte organische Osmotika sind die einfachen Zucker, Glukose, Fruktose und Rohrzucker; aber auch mit Mannit sind in der Vergangenheit zahlreiche Untersuchungen angestellt worden. Bei Glukose, Fruktose und Rohrzucker dürfte es sicher sein, daß diese Verbindungen in den Stoffwechsel der Pflanze einbezogen werden und dann Wirkungen auslösen, die schwer vom gewünschten Effekt als Osmotikum getrennt werden können. Auch der Mannit wird, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, von der Pflanze aufgenommen (DALEV et al. 1957; GROENEWEGGEN und MILLS 1960; THIMANN et al. 1960; BIDWELL und GHOSH 1962). Ob er allerdings in den Stoffwechsel aufgenommen wird, ist nicht sicher. In neuester Zeit wird Lutrol für osmotische Untersuchungen empfohlen (JANES 1961; LAGERWERFF et al. 1961; JACKSON 1962; LINSE und HERWIG 1963; RUF et al. 1963; EMMERT 1964; MARSCHNER et al. 1965; HÖFNER und HERWIG 1966; RUF et al. 1967). Die Meinungen darüber, ob Lutrol von der Pflanze aufgenommen wird, sind geteilt. Es liegen aber keine sicheren Hinweise darüber vor, daß Lutrol in den pflanzlichen Stoffwechsel eingreift. Aus diesem Grunde wurden in den vorliegenden Untersuchungen vorwiegend Lutrol mit einem von der Herstellerfirma mit etwa 400 angegebenen Molekulargewicht als Osmotikum verwendet.

Als anorganische Osmotika haben Salze verschiedener Art Verwendung gefunden. Diese haben aber ganz allgemein den Nachteil, daß sie von den Pflanzen aufgenommen werden und wesentliche Änderungen in der Nährstoffaufnahme und im Nährstoffhaushalt bzw. den Nährstoffverhältnissen zur Folge haben. Die Verwen-

dung anorganischer Salze ist aber insofern gerechtfertigt, als unter natürlichen Verhältnissen Veränderungen des osmotischen Druckes im Nährmedium stets durch hohe Salzkonzentrationen hervorgerufen werden. Bei theoretischen osmotischen Untersuchungen erscheint es deshalb richtiger zu sein, ein weitgehend indifferentes organisches Osmotikum wie Lutrol zu verwenden, bei mehr praxisbezogenen Untersuchungen dürften anorganische Salze das zweckmäßigere Osmotikum darstellen. Hierbei sollte, wie es bei der hier verwendeten Mischung von Na- und Mg-Salzen geschehen, eine Anpassung an Verhältnisse der Praxis erfolgen.

Der Einfluß der von uns verwendeten Osmotika auf die Ertragsbildung war bei kurzfristigen und langfristigen Versuchen unterschiedlich.

Bei jungen Gerstenpflanzen führten sowohl Glukose + Fruktose als auch Lutrol zu einer Gewichtszunahme. Beim Sproß war sie am höchsten bei den Zuckern, bei den Wurzeln dagegen war die Gewichtszunahme im Falle des Lutrols höher. Es scheint, daß die Wurzel der Aufnahme beider Osmotika nur geringen Widerstand bietet, daß aber der Transport der Zucker in die oberirdischen Teile weniger gehemmt wird als der des Lutrols. Bei Licht war die Gewichtszunahme der Sprosse für beide Osmotika stärker als bei Dunkelheit, während die Gewichtszunahme der Wurzeln bei Licht und Dunkelheit praktisch unverändert war. Wahrscheinlich besteht hinsichtlich der Verlagerung der Osmotika in die Sprosse ein enger Zusammenhang mit der Stärke der Transpiration, die bekanntlich bei Licht höher ist als bei Dunkelheit. Die Gewichtszunahme durch die Zucker wird bestätigt durch die gefundenen erhöhten Zuckergehalte in Sproß und Wurzel. Auch die Lutrolaufnahme konnte, wenn auch nur qualitativ, nachgewiesen werden.

Bei einem weiteren Versuch mit steigender Lutrolkonzentration als Osmotikum wurde ebenfalls eine deutliche Gewichtszunahme der jungen Gerstenpflanzen gefunden. Auch hier führte Belichtung zu einer stärkeren Gewichtszunahme als Dunkelheit.

Ein Zeitstufenversuch, bei dem die Pflanzen in Nährlösung + 0,3 mol Lutrollösung standen, ergab gleichfalls mit fortschreitender Versuchsdauer eine Zunahme der Sproß- und Wurzelgewichte. Auch hier muß die Gewichtszunahme auf die Aufnahme von Lutrol zurückgeführt werden. In allen Versuchen dürfte es aber im Falle des Lutrols nicht zulässig sein, von einer erhöhten Ertragsbildung zu sprechen, sondern nur von einer Gewichtszunahme aufgrund der Aufnahme einer physiologisch inaktiven Verbindung, des Lutrols. Anders im Falle der Zucker: Die in der Pflanze ermittelten Mengen an löslichen Kohlenhydraten sind weit geringer als die beobachteten Gewichtszunahmen. Hier muß eine Einbeziehung eines wesentlichen Teils der aufgenommenen Kohlenhydrate in den pflanzlichen Stoffwechsel und deren Umbau in unlösliche pflanzeneigene Verbindungen, angenommen werden, so daß hier eine echte Ertragszunahme angenommen werden kann.

Die Verwendung von Lutrol bei osmotischen Untersuchungen hat also den Vorteil, daß diese Substanz nicht in den pflanzlichen Stoffwechsel einbezogen werden dürfte, also ein physiologisch inaktives Osmotikum darstellt. Man muß sich aber bei Verwendung von Lutrol stets dessen bewußt sein, daß es in erheblichen Mengen aufgenommen werden kann und daß eine auftretende Gewichtszunahme bei kurzfristigen Versuchen nicht eine echte Ertragsbildung darstellt, sondern auf der Aufnahme eines physiologisch inaktiven Stoffes beruht. Diese Gewichtszunahme kann zu einer Veränderung des Gehaltes an den bereits aufgenommenen Nährstoffen führen und unter Umständen eine Auswanderung von Nährstoffen aus einzelnen Pflanzenteilen vortäuschen.

Diese Befunde über die Ertragswirkungen von Lutrol als Osmotikum im Nährmedium gelten für kurzfristige Versuche, wie sie mit jungen Gerstenpflanzen angestellt wurden.

Bei dem längerdauernden Wasserkulturversuch mit Mais ergab sich für beide verwendeten Osmotika, sowohl für Lutrol als auch für die anorganischen Salze, ein umgekehrtes Bild. Hier hatten steigende Konzentrationen beider Osmotika eine ertrags-

senkende Wirkung, trotz starker Aufnahme des Lutrols, wie aus den osmotischen Werten der Pflanzenpreßsäfte in der Lutrolreihe und aus der elastischen Konsistenz der getrockneten Pflanzen geschlossen werden muß.

In der ersten Hälfte des Versuches senkte Lutrol die Ertragsbildung stärker als die Salze, in der zweiten Versuchshälfte war es umgekehrt. Es erhebt sich die Frage worauf die schädigende Wirkung beider Osmotika auf den Ertrag zurückzuführen ist. In der Lutrolreihe hatten die Wurzeln ein deutlich gesünderes Aussehen als in der Salzreihe. Die kaum veränderten Nährstoffgehalte der Lutrolpflanzen lassen ebenfalls nicht auf eine gehemmte Ertragsbildung durch Funktionsunfähigkeit der Wurzeln und den dadurch bedingten Mangel an Nährstoffen schließen. Zwar zeigten die Lutrolpflanzen Veränderungen, die auf P-Mangel hindeuteten, die P-Gehalte der Pflanzen stützen jedoch diese Vermutung nicht. Auch die herabgesetzte Transpiration der Lutrolpflanzen braucht nicht unbedingt zu einer gehemmten Ertragsbildung zu führen. Viel wahrscheinlicher sind die Überschwemmung der Pflanzen mit Lutrol und als Folge hiervon die völlig veränderten osmotischen Bedingungen in der Pflanze die Ursache für den abnehmenden Ertrag mit steigender Lutrolkonzentration in der Nährlösung. Auch eine durch das Lutrol bewirkte veränderte Grenzflächenspannung zwischen Plasmalemma und der im "free space" sich befindenden Lösung ist nach Untersuchungen von PIRSON und SCHAFER (1957) in Betracht zu ziehen. Wie sich im einzelnen die Veränderungen des osmotischen Zustandes der Pflanzen ausgewirkt haben, ist schwer zu sagen. Möglicherweise wurde primär die Kohlensäureassimilation durch Verschuß der Stomata beeinträchtigt, aber auch eine Hemmung der enzymatisch gesteuerten Stoffwechselabläufe durch hohe Lutrolkonzentrationen in der Zelle kann die Ursache für den Ertragsabfall sein.

Na- und Mg-Salze als Osmotikum senkten den Ertrag in ähnlicher Weise wie Lutrol. Ob hier der gleiche Effekt wie bei Lutrol zur verminderten Ertragsbildung geführt hat, erscheint zweifelhaft. Einmal waren in der Salzreihe die Wurzeln offensicht-

lich stärker geschädigt als bei Lutrol. Zum anderen waren die osmotischen Drucke der Pflanzenpreßsäfte praktisch unverändert und drittens erfuhr die mineralische Zusammensetzung der Pflanze eine weitgehende Veränderung. Insbesondere der Kaliumgehalt der Salzpflanzen wurde durch die konkurrierende Wirkung der hohen Na-Konzentration in der Nährlösung beträchtlich gesenkt, so daß eindeutige, mit steigenden Salzkonzentrationen zunehmende Kalium-Mangelercheinung auftraten (Abb. 9). Auch der Ca-Gehalt wurde aufgrund der hohen Mg-Konzentration in der Nährlösung sehr stark herabgesetzt, wohingegen die Na- und Mg-Gehalte der Pflanzen um ein Vielfaches erhöht wurden. Diese völlig veränderte mineralische Zusammensetzung der Salzpflanzen und eine weitgehende Funktionsunfähigkeit der Wurzeln dürften die Hauptursachen für den Ertragsabfall in der Salzreihe darstellen.

b) Einfluß verschiedener Osmotika und des Lichtes auf die Transpiration

Die Transpiration wird von zahlreichen verschiedenen Faktoren beeinflusst, z.b. des Außenmediums, der Belichtung, der Temperatur, dem Alter der Pflanze und der relativen Luftfeuchtigkeit. Einer der wichtigsten Faktoren ist zweifellos der osmotische Druck der Nährlösung. Mit Erhöhung des osmotischen Druckes des Außenmediums durch Zugabe von Osmotika wird die Transpiration verringert (PETERS 1960; JAMES 1961; LAGERWERFF und EAGLE 1962; BROUWER 1963; MARSCHNER et al. 1965; JAMES 1966; OERTLI 1966 und 1967; OERTLI und RICHARDSON 1968).

In Zusammenhang damit stehen morphologisch sichtbare Veränderungen an den Pflanzen (Welkeerscheinungen) und in den Zellen (Plasmolyse). Erst in neuerer Zeit hat man versucht, die Beziehungen zwischen Höhe des osmotischen Druckes der Außenlösung und der Wasseraufnahme bzw. der Wasserabgabe durch Transpiration einerseits und der Nährstoffaufnahme andererseits zu erforschen (LINSE et al. 1962; LINSE und HERWIG 1963; MARSCHNER et al. 1965; FALK 1966; OERTLI 1966).

Obwohl der Transpiration im Schrifttum unterschiedliche Bedeutung beigemessen wird, stimmt man doch in dem Punkt überein, daß die Transpiration um so stärker reduziert wird, je höher der osmotische Druck der Außenlösung ist.

Innerhalb gewisser Grenzen ist die Pflanze in der Lage, dem höheren osmotischen Druck der Außenlösung ihren inneren osmotischen Druck anzupassen. Das scheint bei Lutrol als Osmotikum viel eher möglich zu sein, als bei der Verwendung von Salzen, wie die osmotischen Drucke des Pflanzenpreßsaftes im Wasserkulturversuch mit Mais zeigen. Das müßte bei der Lutrolreihe im Vergleich zur Salzreihe zu einer erleichterten Wasseraufnahme in die Pflanze führen, auf der anderen Seite müßte die Abgabe des Wassers in Form der Transpiration erschwert werden.

Die kurzfristigen Versuche mit jungen Gerstenpflanzen zeigen auch bei Lutrol im Außenmedium eine starke Einschränkung der Transpiration. Beim Vergleich von Glukose + Fruktose mit Lutrol (beide 0,3 molar) ergab sich für Lutrol eine stärkere Einschränkung der Transpiration als bei den Zuckern. Ebenfalls traten bei Lutrol stärkere und zeitlich frühere Welkeerscheinungen auf. Bei Dunkelheit zeigten sich Welkeerscheinungen nur bei Lutrol. Es erscheint aber fraglich zu sein, ob hier eine spezifische Wirkung des Lutrols besteht. Spätere Untersuchungen ließen nämlich erkennen, daß man bei Lutrol zur Einstellung eines bestimmten, z.B. einer Konzentration von 0,3 molar entsprechenden osmotischen Druckes nicht vom Molekulargewicht des Lutrols, das mit 400 angegeben wird, ausgehen kann, sondern daß der osmotische Druck einer Lutrollösung empirisch ermittelt werden muß. So muß auch aufgrund späterer Untersuchungen angenommen werden, daß in diesem vergleichenden Versuch die als 0,3 molar angesehene Lutrollösung einen um etwa 2 Atm. höheren osmotischen Druck besaß als die 0,3 mol Zuckerlösung. Bei Verwendung organischer Verbindungen mit nicht genau definiertem Molekulargewicht zu osmotischen Untersuchungen sollten deshalb stets bestimmte osmotische Drucke und nicht aufgrund des Molekulargewichtes errechnete Konzen-

trationen eingestellt bzw. miteinander verglichen werden. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß die unterschiedlich starke Transpirationseinschränkung auch zum Teil dadurch zustande gekommen ist, daß die von der Pflanze aufgenommenen Zucker zu einem Teil in osmotisch unwirksame Verbindungen umgebaut wurden.

In den weiteren kurzfristigen Versuchen mit jungen Gerstpflanzen, sowohl bei steigenden Lutrolkonzentrationen als auch bei einem Zeitstufenversuch mit gleicher Lutrolkonzentration im Außenmedium ergaben sich die bekannten Auswirkungen auf die Transpiration. Insbesondere wurden die früheren Befunde über eine unterschiedlich hohe Transpiration bei Licht und bei Dunkelheit bestätigt. Im Zeitstufenversuch nahm mit fortschreitender Versuchsdauer die transpirierte Wassermenge je Zeiteinheit ab, wahrscheinlich in Zusammenhang mit dem im Versuchsverlauf ständig zunehmenden osmotischen Druck des Pflanzenpreßsaftes, der in diesem Versuch ermittelt wurde. Auch im längerdauernden Wasserkulturversuch wurde die Höhe der Transpiration ermittelt. Beide Osmotika, Salze und Lutrol, setzten mit steigender Konzentration die Transpiration herab. Im ersten Abschnitt des Versuches (2. Woche) war die Transpiration durch Lutrol stärker gehemmt als durch Salze, in der dritten und vierten Woche war die Transpirationshemmung bei den Salzen stärker ausgeprägt als bei Lutrol. Worauf bei den beiden verschiedenen Osmotika die Transpirationshemmung zurückzuführen ist, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Wahrscheinlich spielen bei den Lutrolpflanzen die erhöhten osmotischen Werte des Preßsaftes eine entscheidende Rolle für die Wasserabgabe der Pflanzen, während in der Salzreihe eine Beeinträchtigung der Wasseraufnahme durch die Schädigungen der Wurzeln, - insbesondere wurde eine mangelhafte Ausbildung von Seitenwurzeln beobachtet, - anzunehmen ist.

Bei diesem langfristigen Wasserkulturversuch wurden die geernteten Pflanzen nach der Anwelkmethode von ARLAND (1955) untersucht. Nach diesem Verfahren soll aus der "relativen Transpiration" auf die Nährstoffversorgung der Pflanze geschlossen werden können, und zwar soll die Pflanze umso schlechter und unharmonischer ernährt sein, je höher die relative Transpiration ist. Unter "relativer Transpiration" wird dabei die Wasserabgabe der geernteten Pflanze innerhalb von 30 Min. bezogen auf das Frischgewicht verstanden. Es zeigte sich, daß mit steigender Konzentration sowohl eines organischen als auch eines anorganischen Osmotikums die Werte für die relative Transpiration abnahmen. Da gleichzeitig auch die Erträge gesenkt wurden, bestand keine Übereinstimmung mit den Vorstellungen ARLANDS. Diese Ergebnisse machen deutlich, daß die Ermittlung der relativen Transpiration wahrscheinlich nur unter ganz bestimmten Bedingungen Rückschlüsse auf den Ernährungszustand der Pflanze erlaubt. Eine dieser Voraussetzungen sind, wie die vorliegenden Untersuchungen gezeigt haben, gleiche osmotische Verhältnisse des Nährmediums bei den zu vergleichenden Pflanzen.

c) Einfluß verschiedener Osmotika, sowie von Licht und Luftfeuchtigkeit auf Nährstoffaufnahme, -transport und -abgabe.

Nährstoffaufnahme, -transport und -abgabe sind weitgehend vom osmotischen Druck der Außenlösung und von der Transpiration abhängig. Die Untersuchungen zahlreicher Autoren haben gezeigt, daß die genannten Faktoren ebenso eng mit der Wasseraufnahme und dem Wassertransport in der Pflanze gekoppelt sind (BROUWER 1954 und 1956; NYLAND 1955 und 1958; JENSEN 1962; MICHAEL und MARSCHNER 1962; MARSCHNER et al. 1965 u.a.). Da der osmotische Druck der Außenlösung stark auf Wasseraufnahme und -transport einwirkt, ist der Nährstoffhaushalt der Pflanze auch vom osmotischen Druck der Außenlösung abhängig. Wenn auch die unterschiedlichen Ansichten im Schrifttum darüber, ob Nähr-

stoffaufnahme, -transport und -abgabe als vorwiegend aktive oder vorwiegend passive Vorgänge anzusehen sind, noch nicht zur Übereinstimmung gefunden haben, so gilt doch als sicher, daß Veränderungen im Wasserhaushalt auch den Nährstoffhaushalt beeinflussen.

Erstaunlicherweise liegen über Nährstoffabgabe, -aufnahme und -transport in Abhängigkeit vom osmotischen Druck des Nährmediums erst relativ wenige Untersuchungen vor. Außerdem wurden meist nur kurzfristige Versuche mit jungen, vorwiegend Keimpflanzen durchgeführt, so daß der Einfluß des Entwicklungszustandes der Pflanze keine Berücksichtigung finden konnte; auch erstreckten sich die Untersuchungen meist lediglich auf ein einziges Nährelement. Aus diesem Grund wurde in den vorliegenden Untersuchungen neben kurzfristigen auch ein langfristiger Versuch angestellt, bei dem der Einfluß des osmotischen Drucks im Außenmedium gleichzeitig auf mehrere Nährstoffe untersucht und somit ein Vergleich zwischen mehreren Nährstoffen unter gleichen Bedingungen angestellt werden konnte.

N ä h r s t o f f a b g a b e

Die Bestimmung der Abgabe von Nährstoffen an das Außenmedium oder des Efflux' ist insofern etwas problematisch, als die im "free space" befindlichen Ionen nicht exakt von den in die Wurzelzelle aufgenommenen unterschieden werden können.

Zahlreiche Autoren berücksichtigen den "free space" bei der Bestimmung des Efflux' nicht genügend. Diese Trennung wäre aber theoretisch erforderlich, da die aus dem "free space" stammenden, noch nicht in die Wurzelzellen aufgenommenen Ionen eigentlich nicht dem Efflux zugerechnet werden können.

Aus diesem Grunde können auch die in den vorliegenden Versuchen ermittelten Werte über die Ionenabgabe keinen völligen Anspruch auf Sicherheit erheben, obwohl durch intensives Waschen der Wurzeln versucht wurde, den tatsächlichen Verhältnissen möglichst nahe zu kommen. Es kam jedoch nicht so sehr auf die absolute Größe des Efflux' an, sondern es stand vielmehr der unterschiedliche Einfluß einzelner Osmotika und auch

anderer Faktoren auf die Höhe des Efflux' im Vordergrund, und es konnte angenommen werden, daß der Fehler absolut klein und bei vergleichbaren Versuchen etwa gleich war. Sowohl bei abgeschnittenen Gerstenwurzeln als auch bei intakten jungen Gerstenpflanzen war eine Abgabe von Ionen in das Außenmedium festzustellen. Diese Abgabe wurde durch Osmotika in der Außenlösung und andere Faktoren, z.B. Belichtung, Luftfeuchtigkeit, Ionengehalt und Versuchsdauer beeinflusst. Bei abgeschnittenen Gerstenwurzeln, die mit Osmotika in der CaCl_2 -Austauschlösung behandelt worden waren, war die K-Abgabe insgesamt höher als bei der Kontrolle. Unterschiede bestanden ferner im zeitlichen Verlauf der Abgabe, indem bei der Kontrolle die K-Abgabe von Beginn bis zu Ende des Versuches zunahm, während bei den Osmotika nach anfänglich starker Abgabe gegen Ende des Versuches ein Nachlassen der K-Abgabe zu beobachten war. Der Versuch mit abgeschnittenen Gerstenwurzeln ergab weiterhin einen unterschiedlichen Einfluß von Zuckern und Lutrol auf den Efflux. Bei Lutrol war die K-Abgabe an das Außenmedium höher als bei den verschiedenen Zuckern, die untereinander kaum differierten. Dieser Effekt beruht wahrscheinlich zum Teil darauf, daß die Lutrollösung einen anderen, wie die späteren Beobachtungen gezeigt haben, höheren osmotischen Druck hatte als die Zuckerlösungen. Es ist aber auch möglich, daß der durch die aufgenommenen Zucker veränderte Energiehaushalt der Wurzeln die Kalium-Abgabe beeinflusst hat. Bei allen übrigen Versuchen ist zu beachten, daß gleiche molare Konzentration der Osmotika nicht auch gleichen osmotischen Druck bedeutet.

Viele Autoren verwenden bei Untersuchungen über die Nährstoffabgabe abgeschnittene Wurzeln. In der vorliegenden Arbeit wurde ebenfalls der erste Versuch mit abgeschnittenen Wurzeln durchgeführt. Bei allen weiteren Versuchen wurden jedoch aus folgenden Gründen intakte Pflanzen bevorzugt:

Neben der Ionenabgabe sollten auch noch andere Faktoren (z.B. Transpiration, Nährstofftransport) untersucht werden, was nur bei intakten Pflanzen möglich ist; ebenfalls sollte der Einfluß

des Sprosses auf die Wurzel aufrecht erhalten werden. Außerdem sollte hierdurch vermieden werden, daß bei der Untersuchung des Efflux' Ionen aus der Schnittfläche der Wurzeln austreten, die dann fälschlicherweise als Efflux erfaßt werden.

Bei den eigenen Versuchen mit organischen osmotisch wirksamen Stoffen bei Keimpflanzen ergab sich eine Abnahme der Ionen-G e h a l t e sowohl in den Sprossen als auch in den Wurzeln, bei Licht war sie höher als bei Dunkelheit. Will man hieraus Aussagen über die Ionen-A b g a b e an das Außenmedium machen, so liefern die Ionen-G e h a l t e jedoch ein falsches Bild, da infolge der Gewichtszunahme der Pflanzen ein Verdünnungseffekt eintritt. Es ist daher richtiger, anstatt der Ionen-G e h a l t e die absoluten Ionen-M e n g e n zu berücksichtigen, worauf bereits früher hingewiesen wurde.

Bei dieser Betrachtungsweise kann im Versuch mit intakten Pflanzen unter Verwendung von Glukose + Fruktose und von Lutrol als Osmotika nicht mit Sicherheit auf einen Rücktransport von Nährstoffen aus dem Sproß geschlossen werden, während für die Wurzeln eine echte Abgabe von Nährstoffen an das Außenmedium angenommen werden muß. Diese Abgabe war im Falle des Lutrols höher als bei Glukose + Fruktose und im Licht stärker als bei Dunkelheit.

Im Zeitstufenversuch mit Lutrol als Osmotikum, war, obgleich die Pflanzen in einer normalen Nährlösung standen, ein deutlicher Stickstoffverlust aus den Wurzeln mit zunehmender Versuchsdauer festzustellen. Da keine entsprechende N-Anreicherung in den Sprossen eintrat, muß eine N-Abgabe an das Außenmedium erfolgt sein.

Der Einfluß von Luftfeuchtigkeit und osmotischem Druck der Außenlösung auf die Nährstoffabgabe in Mannitlösungen unterschiedlicher Konzentration wurde bei Pflanzen untersucht, die ^{86}Rb und ^{32}P aus normalen Nährlösungen aufgenommen hatte. Mit zunehmender Mannitkonzentration nahm die Abgabe von ^{86}Rb und ^{32}P zu. Die Effluxrate nahm aber mit fortschreitender Versuchsdauer stark ab. Bei hoher Luftfeuchtigkeit war der Efflux stärker als bei niedriger.

Die Versuche zeigen übereinstimmend, daß ein erhöhter osmotischer Druck im Außenmedium die Ionenabgabe an die Außenlösung erhöht. Auch hohe Luftfeuchtigkeit und Belichtung der Pflanzen führten zum gleichen Effekt, wenn auch nicht so ausgeprägt.

Die Versuchsergebnisse machen weiterhin deutlich, daß die kurzfristigen Versuche über den Einfluß osmotisch wirksamer Stoffe auf Nährstoffaufnahme, -transport und -abgabe nicht länger als vier Stunden dauern sollten. Ist dies der Fall, so können infolge Aufnahme der osmotisch wirksamen Stoffe Gewichtszunahmen auftreten, welche die Versuchsergebnisse verfälschen können. Weiterhin hat sich gezeigt, daß die wesentlichen Veränderungen im Nährstoffhaushalt sehr bald eintreten und eine Verlängerung der Versuchsdauer nicht zu prinzipiell anderen Ergebnissen führt. Weiterhin können Welkeerscheinungen auftreten, wodurch der gesamte Stoffwechsel der Pflanze gestört wird.

Nährstoffaufnahme und -transport

Nährstoffaufnahme und -transport wurden in kurzfristigen Versuchen und einem langdauernden Wasserkulturversuch in ihrer Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren untersucht. Im Vordergrund stand aber auch hier der Einfluß verschiedener Osmotika im Nährmedium.

Von 0 bis 0,5 molar ansteigende Lutrolkonzentration führten im Licht und bei Dunkelheit zu einer gehemmten Aufnahme vor allem von K, Ca und Mg aus der normalen Nährlösung, während dieser Einfluß bei P und N nicht so deutlich war. In diesem, aber auch in dem darauffolgend beschriebenen Zeitstufenversuch wurden ebenfalls durch das aufgenommene Lutrol und die daraus resultierende Gewichtszunahme, die Nährstoffgehalte der Pflanzen zum Teil sehr stark erniedrigt. Die Veränderungen der in den Pflanzen insgesamt enthaltenen Nährstoffmengen und damit in der Nährstoffaufnahme waren dagegen gering. Bei solchen kurzfristigen Versuchen ist es nur mit markierten Nährstoffen

möglich, exakte Aussagen über die Aufnahme einzelner Nährstoffe zu geben. Die Bedeutung dieser beiden Versuche liegt weniger in ihrer Aussage über die Nährstoffaufnahme als in den Ergebnissen über Einfluß des Lutrols auf Transpiration und osmotischen Druck des Pflanzenpreßsaftes.

Von besonderer Bedeutung hinsichtlich Nährstoffaufnahme und -transport erscheinen die Ergebnisse des Wasserkulturversuchs mit Mais zu sein, vor allem im Hinblick auf die unterschiedliche Wirkung der beiden verwendeten Osmotika. hervorzuheben ist, daß Lutrol als Osmotikum die Nährstoffgehalte und die Nährstoffverhältnisse kaum veränderte, so daß Lutrol aus dieser Sicht als ideales Osmotikum für langdauernde Versuche anzusehen ist. Zwar treten auch bei Lutrol Stoffwechselstörungen (Erscheinungsbild ähnlich dem P-Mangel; Abb. 9) auf, die möglicherweise den P-Haushalt der Pflanzen betreffen. Insgesamt war aber der Einfluß des Lutrols auf den Mineralstoffhaushalt der Maispflanzen gering. Demgegenüber wurden Nährstoffgehalte und -verhältnisse durch die als Osmotikum dienenden Na- und Mg-Salze grundlegend verändert. Die hohe Na- und Mg-Aufnahme hemmte insbesondere die K- und Ca-Aufnahme, mit deutlichem K-Mangel der Pflanzen als Folge (Abb. 9). Beide Osmotika und in den gleichen Konzentrationen fanden auch in einem kurzfristigen Versuch Verwendung. Die Auswirkungen auf die Aufnahme von ^{86}Rb waren prinzipiell die gleichen wie im Wasserkulturversuch auf Kalium. Die ^{86}Rb -Verlagerung in den Sproß wurde durch Na- und Mg-Salze wesentlich stärker eingeschränkt als durch Lutrol. Der ^{86}Rb -Gehalt der Wurzeln erfuhr durch Lutrol keine Veränderung, durch die Salze hingegen einen ähnlichen starken Abfall wie im Sproß. Hinsichtlich der Aufnahme von ^{32}P ergab ein kurzfristiger Versuch keinen deutlichen Unterschied zwischen beiden Osmotika. Sie hemmten beide die ^{32}P -Verlagerung in den Sproß mit steigender Konzentration. Insgesamt war der Einfluß nicht sehr stark, was mit den Ergebnissen des Wasserkulturversuchs übereinstimmt. Der Nachteil anorganischer Salze bei der Verwendung als Osmotikum liegt demnach vor allem in der Störung des Kationenhaus-

naltes der Pflanzen begründet.

Die Vermutung lag nahe, - auch aufgrund der früher beschriebenen Untersuchungen -, daß die in den beiden kurzfristigen Versuchen mit ^{86}Rb und ^{32}P beobachteten Unterschiede in der Nährstoffverlagerung in den Sproß in Zusammenhang mit der Höhe der Transpiration stehen. Es erschien deshalb zweckmäßig, über die relative Luftfeuchtigkeit die Stärke der Transpiration zu verändern und so deren Einfluß, unabhängig vom osmotischen Druck des Außenmediums, zu untersuchen. Die Ergebnisse dieser beiden Versuche, die ebenfalls mit ^{86}Rb und ^{32}P durchgeführt wurden, lassen deutlich erkennen, daß die veränderte Luftfeuchtigkeit bzw. die veränderte Transpiration erheblichen Einfluß auf die Verlagerung der Nährstoffe aus der Wurzel in den Sproß ausübt. Dieser Einfluß der Transpiration wurde in einem Zeitstufenversuch über die Aufnahme von ^{86}Rb bei veränderter Luftfeuchtigkeit bestätigt. Es kann deshalb angenommen werden, daß auch die behinderte Verlagerung von Nährstoffen in den Sproß bei erhöhtem osmotischen Druck der Außenlösung mindestens zum Teil auf der dadurch bedingten Transpirationshemmung beruht.

Kurzfristige Versuche über die Nährstoffaufnahme werden nicht immer zur gleichen Tageszeit angestellt. Es ist aber bekannt, daß die Assimilation kurz nach Mittag ein Maximum erreicht. Es lag deshalb nahe, zu untersuchen, ob in Abhängigkeit von der Tageszeit und damit einer veränderten Assimilationsleistung der Pflanze sich Einflüsse auf die Höhe der Nährstoffaufnahme ergeben könnten. Ein entsprechender Versuch mit ^{86}Rb ließ erkennen, daß zu den verschiedenen Tageszeiten, gleiche Lichtverhältnisse vorausgesetzt, keine sicheren Unterschiede in der gesamten ^{86}Rb -Aufnahme bestanden, daß aber nachmittags die ^{86}Rb -Verlagerung aus der Wurzel in den Sproß eingeschränkt war. Das galt für hohe und für niedrige Luftfeuchtigkeit. Der Versuch zeigt also, daß es zur Erzielung vergleichbarer Ergebnisse notwendig ist, vergleichende kurzfristige Untersuchungen über die Nährstoffaufnahme stets gleichzeitig und nicht nacheinander durchzuführen.

d) Spezifische Wirkung von Ca-Ionen auf Aufnahme, Transport und Abgabe von ^{42}K bzw. ^{86}Rb

Bei Untersuchungen über K-Aufnahme, -transport und -abgabe sollte nach Möglichkeit mit dem Radionuklid ^{42}K gearbeitet werden. Da ^{42}K aber nur eine relativ kurze Halbwertszeit (12,6 Std.) hat, wird die Versuchsdurchführung erschwert. Daher wurde anstatt ^{42}K sowohl von anderen Versuchsanstellern als auch von uns sehr oft ^{86}Rb verwendet, das sich bei derartigen Untersuchungen ähnlich verhalten soll wie ^{42}K , aber den Vorteil der längeren Halbwertszeit besitzt. Um festzustellen, inwieweit sich mit ^{86}Rb gewonnene Versuchsergebnisse auf das physiologisch viel wichtigere Kalium übertragen lassen, wurde ein vergleichender Versuch mit ^{42}K und ^{86}Rb durchgeführt. Außerdem bot sich hierbei Gelegenheit, die Auswirkungen des Viets-Effektes auf die Aufnahme beider Elemente zu untersuchen. Nach vierstündiger Aufnahme von ^{42}K und ^{86}Rb durch junge Gerstenpflanzen ergab sich nicht nur bei der Kontrolle, sondern auch bei den verschiedenen Ca-Konzentrationen insgesamt eine um 40 - 50 % höhere Aufnahme von Kalium als Rubidium. Der Viets-Effekt, d.h. die Förderung der K- bzw. Rb-Aufnahme mit steigender CaCl_2 -Konzentration im Außenmedium, wurde für beide Elemente bestätigt. Die relative Erhöhung der Gesamtaufnahme durch steigende Ca-Konzentration war für beide Elemente etwa gleich. Ein deutlicher Unterschied ergab sich jedoch hinsichtlich der Verteilung in der Pflanze. Die Verlagerung des aufgenommenen Ions in den Sproß war bei Kalium stärker als bei Rubidium, das damit relativ stärker in der Wurzel angereichert war. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch HANDLEY et al. (1965), MAYNARD und BALKER (1965). Auch sie stellten fest, daß die Unterschiede in der Aufnahme und dem Transport zwischen Kalium und Rubidium von einer Reihe von Faktoren abhängen, insbesondere von deren Konzentration und anderen Wachstumsfaktoren.

Aufgrund dieser mehrfachen Befunde erscheint es doch zweifelhaft, ob bei Aufnahmestudium über den Pflanzennährstoff Kalium

an dessen Stelle ^{86}Rb verwendet werden darf. Zur endgültigen Klärung dieser Frage erscheinen weitere Untersuchungen notwendig zu sein, die im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr ausgeführt werden konnten.

Die Frage, ob sich der Viets-Effekt auch einstellt, wenn die Pflanzen nur vor, nicht aber während der ^{86}Rb -Aufnahme mit CaCl_2 behandelt werden, war Gegenstand eines weiteren Versuchs. Zweitens sollte festgestellt werden, ob es bei Aufnahme- und Efflux-Untersuchungen zulässig ist, vor dem Umsetzen in die Aufnahmelösung die im "free space" sorptiv gebundenen Ionen durch HCl - und/oder CaCl_2 -Vorbehandlung zu entfernen. Theoretisch müßte das zu einer verminderten Ionenkonkurrenz und einer erhöhten Aufnahme des betreffenden Nährstoffes führen.

Aus den Versuchsergebnissen geht hervor, daß eine HCl -Vorbehandlung der Wurzeln zu einer niedrigeren ^{86}Rb -Aufnahme und einem höheren Efflux führt als bei der Kontrolle. Vermutlich bewirkt die HCl -Behandlung eine Schädigung der Zellmembranen, die die physiologischen Prozesse der Zelle negativ beeinflußt. Im Gegensatz zu H -Ionen sollen Ca -Ionen einen günstigen Einfluß auf die Funktion der Zellmembranen als Ionenschranke ausüben (VIETS 1944; FANZY et al. 1954; NIELSEN und OVERSTREET 1955; MURPHY 1959; JACOBSON et al. 1960; HANDLEY et al. 1965).

Auch die eigenen Versuchsergebnisse bestätigen das. Eine CaCl_2 -Vorbehandlung förderte ^{86}Rb -Aufnahme und -transport gegenüber den mit HCl behandelten Pflanzen und der Kontrollreihe. Der Efflux war im Vergleich zur HCl -Behandlung vermindert. Bei einer Behandlung der Pflanzenwurzeln vor der ^{86}Rb -Aufnahme zunächst mit HCl und anschließend noch mit CaCl_2 wurde durch die CaCl_2 -Behandlung der negative Einfluß des HCl zum Teil wieder rückgängig gemacht.

Der Versuch hat somit gezeigt, daß es nicht zulässig ist, vor aufnahmestudien eine Vorbehandlung der Wurzeln mit H^+ oder Ca^{++} durchzuführen, da einerseits eine Schädigung der Wurzel eintreten, zum anderen der Viets-Effekt wirksam werden kann.

V. Zusammenfassung

An abgeschnittenen Gerstenwurzeln, intakten jungen Gerstenpflanzen und älteren Maispflanzen wurde der Einfluß organischer und anorganischer Osmotika sowie einiger Umweltfaktoren auf Ertragsbildung, Transpiration und Nährstofftransport untersucht.

a) Ertragsbildung

1. In einem kurzfristigen Versuch führten organische Osmotika (einige Zucker und Lutrol) im Nährmedium zu einer Gewichtszunahme der Pflanzen durch Aufnahme der Osmotika. Aufgenommene Zucker wurden quantitativ bestimmt, aufgenommenes Lutrol qualitativ nachgewiesen.
2. Die Gewichtszunahme des Sprosses war bei Licht höher als bei Dunkelheit.
3. Eine Gewichtszunahme durch Lutrol wurde ebenfalls in einem Versuch mit steigender Lutrolkonzentration (im Licht und bei Dunkelheit) und einem Zeitstufenversuch gefunden.
4. Diese durch Aufnahme organischer Osmotika in kurzfristigen Versuchen bewirkte Gewichtszunahme erniedrigt die Nährstoffgehalte, wodurch es insbesondere beim Sproß zu einer falschen Beurteilung des Rücktransportes der Nährstoffe aus dem Sproß kommen kann.
5. In einem längerdauernden Wasserkulturversuch mit Mais unter Verwendung von Lutrol und anorganischen Salzen wurde mit steigender Konzentration dieser Osmotika und mit fortschreitender Versuchsdauer der Ertrag gesenkt.
6. Insgesamt hemmte Lutrol die Ertragsbildung weniger als die als Osmotikum verwendeten Na- und Mg-Salze, was zum Teil auf die geringere Schädigung der Wurzel, zum Teil auf die Erhaltung normaler Nährstoffverhältnisse in den Lutrolpflanzen zurückgeführt wird.

b) Transpiration

1. Die Transpiration junger Gerstenpflanzen wurde durch Lutrol als Osmotikum stärker eingeschränkt als durch die Zucker. Sie wurde bei Licht durch beide Osmotika stärker gehemmt als bei Dunkelheit.
2. Die Transpirationshemmung war bei Versuchsbeginn am stärksten und nahm mit fortschreitender Versuchsdauer ab.
3. Spätere Untersuchungen über den osmotischen Druck von Lutrollösungen lassen es möglich erscheinen, daß die stärkere Transpirationshemmung durch Lutrol auf einem höheren osmotischen Druck der Lutrollösung beruht hat, der aufgrund des angegebenen Molekulargewichtes von 400 eingestellt wurde.
4. Die starke Transpirationshemmung durch Lutrol wurde ebenfalls bei jungen Gerstenpflanzen in Lutrollösungen steigender Konzentration und einem Zeitstufenversuch mit 0,3 mol Lutrol bestätigt.
5. Im Wasserkulturversuch mit älteren Maispflanzen nahm mit steigender Konzentration von Lutrol und anorganischen Salzen die Transpirationshemmung zu. Als mögliche Hauptursache hierfür wird in der Lutrolreihe die starke Erhöhung des osmotischen Druckes in der Pflanze (bestimmt aus dem Pflanzenpreßsaft) als Folge der Lutrolaufnahme angesehen. In der Salzreihe wird die stärkere Schädigung der Wurzel hierfür verantwortlich gemacht. Bei den Salzpflanzen wurde der osmotische Druck des Pflanzenpreßsaftes nur unwesentlich verändert.
6. Die bei zwei Ernten vorgenommene Ermittlung der "relativen Transpiration" nach ARLAND ergab für die Lutrolpflanzen höhere Werte als für die Salzpflanzen. In jedem Fall standen die ermittelten Werte im Gegensatz zu den absoluten Ertragswerten. Es wurde hieraus gefolgert, daß die Anwelkmethode nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen anwendbar ist.

c) Nährstofftransport

1. Organische Osmotika im Außenmedium erhöhten die K-Abgabe bei abgeschnittenen Gerstenwurzeln. Lutrol ergab eine höhere Abgabe als die Zucker.
2. Bei intakten Pflanzen stammen die abgegebenen Nährstoffe überwiegend aus der Wurzel. Ein Rücktransport von Nährstoffen aus dem Sproß wurde nicht oder nur in sehr geringem Umfang beobachtet.
3. Hohe Luftfeuchtigkeit (bzw. geringe Transpiration) und ebenfalls eine Belichtung der Pflanzen erhöhten jedoch den Efflux nicht so stark wie Osmotika in der Außenlösung.
4. In kurzfristigen Versuchen mit Gerstenpflanzen unter Verwendung von Lutrol als Osmotikum wurde die Aufnahme von K, Ca und Mg geringfügig gehemmt.
5. In einem langfristigen Versuch mit Mais senkte Lutrol insgesamt, in Abhängigkeit vom Ertrag ebenfalls die Nährstoffaufnahme; die Nährstoffgehalte und Nährstoffverhältnisse waren aber wenig verändert.
6. Hohe Lutrolkonzentrationen riefen Veränderungen an den Pflanzen ähnlich P-Mangelercheinungen hervor. Die gleichzeitig leicht erhöhten P-Gehalte stenen hierzu im Gegensatz.
7. Na- und Mg-Salze als Osmotikum erhöhten die Na- und Mg-Gehalte der Pflanze sehr stark bei gleichzeitigem Abfall der K- und Ca-Gehalte. Das Mineralstoffverhältnis in diesen Pflanzen wurde grundlegend verändert. Ausgeprägter Kaliummangel trat auf, der mitverantwortlich für den Ertragsabfall sein dürfte.
8. Steigende Lutrol- und Salzkonzentration beeinflusste in einem kurzfristigen Versuch die ^{86}Rb -Aufnahme in analoger Weise wie die K-Aufnahme im Wasserkulturversuch.
9. Beide Osmotika hemmten in einem weiteren kurzfristigen Versuch den Transport von ^{32}P in den Sproß bei unveränderter ^{32}P -Aufnahme durch die Wurzel.

10. Aufgrund der vorliegenden Versuche sprechen folgende Gründe für die Verwendung von Lutrol als Osmotikum:

- a) Relativ geringe Beeinträchtigung der Ertragsbildung in langfristigen Versuchen.
- b) Geringe Schädigung der Wurzel
- c) Geringer Einfluß auf Nährstoffgehalte und -verhältnisse in der Pflanze

Die Einstellung des osmotischen Druckes von Lutrollösung soll nicht aufgrund des angegebenen Molekulargewichtes, sondern empirisch erfolgen.

11. Eingeschränkte Transpiration durch erhöhte Luftfeuchtigkeit hemmte den ^{86}Rb - und ^{32}P -Transport in den Sproß bei praktisch unveränderter Aufnahme durch die Wurzel.

12. Ein Zeitstufenversuch unter ähnlichen Bedingungen nur mit ^{86}Rb führte zu entsprechenden Ergebnissen.

13. Bei hoher und niedriger Luftfeuchtigkeit wurde vormittags eine stärkere Verlagerung von ^{86}Rb in den Sproß beobachtet als nachmittags bei einer etwa gleichen Gesamtaufnahme von ^{86}Rb während des ganzen Tages.

d) Spezifische Wirkung von Ca^{++} auf ^{42}K - und ^{86}Rb -Transport

1. In einem kurzfristigen Versuch mit jungen Gerstenpflanzen wurde durch steigende CaCl_2 -Konzentration die Aufnahme von ^{42}K und ^{86}Rb gefördert (Viets-Effekt).

2. ^{42}K wurde in größeren Mengen aufgenommen und zu einem höheren Anteil in den Sproß verlagert als ^{86}Rb .

3. Diese Befunde und auch die anderer Autoren lassen es zweifelhaft erscheinen, ob bei Aufnahmestudien Rubidium an Stelle von Kalium verwendet werden darf.

4. Der Viets-Effekt trat nicht nur bei Anwesenheit von Ca -Ionen im Aufnahmemedium ein, sondern auch nach Vorbehandlung der Wurzeln mit einer Ca -Lösung.

VI. Literaturverzeichnis

- AGARWALA, S.C.,
N.K. MEHROTRA and
B.K. SINKA:** Influence of exchangeable sodium on the growth and mineral composition of plants: I. Paddy and barley. J. Indian Soc. Soil Sci. 12, 7-24 (1964)
- AHRNS, W.:** Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit des gegenseitigen Mengenverhältnisses der Kohlenhydrate im Laubblatt vom Wassergehalt. Bot. Arch. 5, 234-259 (1924)
- ALBERDA, T.:** The influence of some external factors on growth and phosphate uptake of maize plants of different salt conditions. Recu. Trau. bot. Neerl. 41, 541-601 (1948)
- ALLERUP, S. and
J. NIELSEN:** ³²P transport in young barley plants following variations in transpiration and water uptake. Physiol. Plantarum 15, 172-176 (1962)
- ANDEL, O.M.,
W.H. ARISZ and
R.J. HELDER:** Influence of light and sugar on growth and salt intake by maize. Von. Nederl. Akad. Wetensch. Proc, 53, 159-171 (1950)
- APPLEGATE, H.G.:** Freezing point depressions of Hoagland's "Carbowax" system. Nature 186, 232-233 (1960)
- ARISZ, W.H.:** Active uptake, vacuole - secretion and plasmatic transport of chloride - ions in leaves of *vallisneria spiralis*. Acta bot. Neerl. 1, 506-515 (1962)
- ARLAND, A.:** Die Anwelkemethode im Dienste des Landbaues. VEB, Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin (1955)
- ARNON, D.J. and
C.M. JOHNSON:** Influence of hydrogen ion concentration on the growth of higher plants under controlled conditions. Plant Physiol. 17, 525-539 (1942)
- BANGE, G.G.:** Interactions in the potassium and sodium absorption by intact maize seedlings. Plant and Soil 11, 17-29 (1959)
- BANGE, G.G.:** The carrier theory of ion transport: a reconsideration. Acta bot. Neerl. 11, 136-146 (1962)

- BANGE, G.G. and
R. OVERSTREET: Some observations on absorption of cesium by excised barley roots. *Plant Physiol.* 35, 605-608 (1960)
- BECKING, J.H.: On the mechanism of ammonium ion uptake by maize roots. *Acta bot. Neerl.* 5, 1-79 (1956)
- BERNSTEIN, L.: Osmotic adjustment of plants to saline medio.
I. steady state. *Amer. J. Bot.* 48, 909-918 (1961)
- BERNSTEIN, L.: Osmotic adjustment of plants to saline medio.
II. Dynamic phase. *Amer. J. Bot.* 50, 360-370 (1963)
- BIDWELL, R.G.S. and
N.R. GHOSH: Photosynthesis and metabolism in marine alga.
IV. The fate of mannitol -¹⁴C fucus vesiculosus. *Can. J. Bot.* 40, 803-807 (1962)
- BLACK, R.F.: Effects of NaCl on the ion uptake and growth of *Atriplex vesicaria* heward. *Austr. J. biol. Sci.* 13, 249-266 (1960)
- BLANCHET, R.,
R. STUDER and
C. CHAUMONT: Quelques aspects des interactions entre l'alimentation potassique et l'alimentation des plantes. *Ann. agron.* 13, 93 (1962)
- BOWLING, D.J.F.: Aktiver Transport von Ionen durch Sonnenblumenwurzeln. *Planta*, Berlin 69, 377-382 (1966)
- BRIGGS, G.E.: Estimation of the flux of ions into and out of the vacuole of a plant cell. *J. exper. Bot.* 8, 319-322 (1957)
- BRIGGS, G.E. and
R.N. ROBERTSON: Apparent free space. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 8, 11-30 (1957)
- BRIGGS, G.E.,
A.B. HOPKINS and
M.G. PITMAN: Exchangeable ions in beet discs at low temperature. *J. exper. Bot.* 9, 128-141 (1958)
- BROUWER, R.: The regulating influence of transpiration and suction tension on the water and salt uptake by roots of *Vicia faba* plants. *Acta bot. Neerl.* 3, 264-312 (1954)
- BROUWER, R.: Investigation into the occurrence of active and passive components in the ion uptake of *Vicia*. *Acta bot. Neerl.* 5, 278-314 (1956)

- BROUWER, R.: The influence of the suction tension of the nutrient solutions on growth, transpiration and diffusion pressure deficit of bean leaves (*phaseolus vulgaris*).
Acta bot. Neerl. 12, 248-261 (1963)
- BROUWER, R.: Ion absorption and transport in plants.
Ann. Rev. plant Physiol. 16, 241-266 (1965)
- BURSTRÖM, H.: Growth and water absorption of *helianthus* tuber tissue.
Physiol. Plantarum 6, 685-691 (1953)
- BURSTROM, H.: Studies on the growth and metabolism of roots.
Physiol. Plantarum 7, 332-342 (1954)
- BUTLER, G.W.: Ion uptake by young wheat plants.
II. The "apparent free space" of wheat roots.
Physiol. Plantarum 6, 617-635 (1953)
- CHASSON, R.M.: Investigations of ion uptake by tissue slices.
Physiol. Plantarum 13, 124-132 (1960)
- CLEMENTS, H.F.: Studies in drought resistance of the soybean.
Research studies State Coll. Washington 5, 1-16 (1937)
- COLLANDER, R. and H. BARLUND: Permeability studies with chara *ceratophylla*.
II. Permeability to nonelectrolytes.
Acta Bot. Fenn. 11, 1-114 (1930)
Chem. Absts. 27, 4828 (1933)
- CONWAY, E.J.: The biological performance of osmotic work A. redox pump.
Science 113, 270-273 (1951)
- COOIL, B.J., R.K. FUENTE and R.S. PENA: Absorption and transport of sodium and potassium in squash.
Plant Physiol. 40, 625-632 (1965)
- DALEV, D., D. DANCHEV and L. LIDZHI: The dynamics of accumulation of alginic acid, mannitol and halogenides in the Black sea seaweed *oystoseira barbata*.
Isvest. Khim. Inst. Bulgar. Akad. Nauk 5, 135-141 (1957)
- DAVIS, G.K.: Mechanism of trace element function.
Soil Sci. 95, 59-62 (1958)

- DE VRIES, H.: Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, ausgehend von der Einwirkung von Salzlösungen auf den Turgor wachsender Pflanzenzellen. Leipzig, W. Engelmann, 337 (1877)
- DE VRIES, H.: Über die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. Z. Bot. 37, 847 (1879)
- DE VRIES, H.: Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jb. Wiss. Bot. 14, 427-601 (1884)
- DE VRIES, H.: Zur Plasmolytischen Methodik. Z. Bot. 42, 289 (1884a)
- DILMER, R.J.,
W.C. SCHAEFER,
S.C. WISE and
C.E. RIST: Quantitative paper chromatography of D-glucose and its oligosaccharides. Anal. Chem. 24, 1411-1414 (1952)
- DIXON, H.H. and
W.R.G. ATKINS: Osmotic pressure in plants I and II. Bot. School, Trinity College, Dublin 2, 154 and 166 (1913)
- DIXON, H.H. and
W.R.G. ATKINS: Osmotic pressure in plants I. Methods of extraction sap from plant organs. Scient. Proceed. Royal Dublin Soc. 13, (N.S.) 28, 422 (1913a)
- ELGABALY, M.M.: Effect of different combinations of calcium, magnesium and sodium of barley seedlings. Soil Sci. 80, 235-248 (1955)
- EMMERT, F.H.: Loss of ^{32}P by plant roots after foliar application. Plant Physiol. 34, 449-454 (1959)
- EMMERT, F.H.: Efflux and retention of foliar applied ^{32}P and ^{35}S by intact bean roots, and the influence of various ambient ions on this relationship. Plant and Soil 14, 33-42 (1961)
- EMMERT, F.H.: Water utilization and calcium - strontium uptake in phaseolus vulgaris. Physiol. Plantarum 17, 746-750 (1964)
- EPSTEIN, E.: Ion transport in plants. Science 124, 937 (1956)
- EPSTEIN, E.: Mineral nutrition of plants. Mechanism of uptake and transport. Ann. Rev. Plant Physiol. 7, 1-24 (1956a)

- EPSTEIN, E.:** Passive passage and active transport of ions in plant roots. Atomic. Energy Comm. TID 7512, 297-301 (1956b)
- EPSTEIN, E.:** The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells. Plant Physiol. 36, 437-444 (1961)
- EPSTEIN, E. and C.E. HAGEN:** A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiol. 27, 457-474 (1952)
- EPSTEIN, E. and J.E. LEGETT:** The absorption of alkaline earth cations by barley roots: Kinetics and mechanism. Amer. J. Bot. 41, 785-791 (1954)
- EPSTEIN, E. D.W. RAINS and W.E. SCHMIDT:** Course of cation absorption by plant tissue. Science 136, 1051-1052 (1962)
- ETHERTON, B.:** Steady state sodium and rubidium effluxes in pismus sativum roots. Plant Physiol. 42, 685-690 (1967)
- FALK, S.O.:** Effect on transpiration and water uptake by rapid changes in the osmotic potential of the nutrient solution. Physiol. Plantarum 19, 602-617 (1966)
- FAWZY, H., R. OVERSTREET and L. JACOBSON:** The influence of hydrogen concentration on cation absorption by barley roots. Plant Physiol. 29, 234-237 (1954)
- FEDOROWSKIJ, D.W.:** Die Aufnahme des Wassers und der Nährstoffe durch die Pflanze aus heterogenem Boden. Agrarchemie 8-21 (1964)
- FRIED, M. and J. C. NOGGLE:** Multiple site uptake of individual cations by roots as affected by hydrogen ion. Plant Physiol. 33, 139-144 (1958)
- FRIED, M. and R.E. SHAPIRO:** Soil- plant relationships in ion uptake Ann. Rev. Plant Physiol. 12, 91-112 (1961)
- GAUCH, H.G.:** Mineral nutrition of plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 8, 31-64 (1957)
- GAUCH, H.G. and C.H. WADLEIGH:** Effects of high salt concentrations on growth of bean plants. Bot. Gaz. 105, 379-387 (1944)

- GORTNER, R.A. and
J.A. HARRIS: Notes on the technique of the
determination of the depression of the
freezing point on vegetable saps.
Plant World 17, 49 (1914)
- GRACANIN, M.: Zur Rolle osmotischer und nicht
osmotischer Kräfte bei Guttation
und Exsudation.
Flora 154, 21-35 (1964)
- GREENWAY, H. and
M.G. PITMAN: Potassium retranslocation in seedlings
of *Hordeum vulgare*.
Austr. J. Biol. Sci. 18, 235-247 (1965)
- GREENWAY, H.,
A. GUNN and
D.A. THOMAS: Plant response to saline substrates
VIII. Regulation of ion concentrations
in salt sensitive and halophytic
species.
Austr. J. Biol. Sci. 19, 741-756 (1966)
- GREIG, J.K. and
F.W. SMITH: Salinity effects of sweetpotato growth.
Agronomy J. 54, 309-313 (1962)
- GROENEWEGER, H. and
J.A. MILLS: Uptake of mannitol into the shoots of
intact barley plants.
Austr. J. Biol. Sci. 13, 1-4 (1960)
- HAMMOND, L.C.,
W.H. ALLAWAY and
W.E. LOOMIS: Effects of oxygen and carbon dioxide
levels upon absorption of potassium
by plants.
Plant Physiol. 30, 155 (1955)
- HANDLEY, R.,
A. METWALLY and
R. OVERSTREET: Effect of Caupon metabolic and
nonmetabolic uptake of Na and Rb by
root segments of *zea mays*.
Plant Physiol. 40, 513-520 (1965)
- HARRIS, E.J.: Transport and accumulation in biological
systems.
Butterworths Scientific Publication,
London 291 (1956)
- HAYWARD, H.E. and
W.B. SPURR: Effects of isoosmotic concentrations
of inorganic and organic substrates on
entry of water into corn roots.
Bot. Gaz. 106, 131-139 (1943)
- HEILENZ, S.,
W. HÖFNER und
K.H. NEUMANN: Biochemisches Praktikum für Studenten
der Landwirtschafts-, Hauswirtschafts-
und Ernährungswissenschaften.
Eigenverlag des Instituts für Pflanzen-
ernährung der Justus Liebig-Universität
Gießen (1966)

- HELAL, M.H.: Die Bedeutung des austauschbar gebundenen Calciums der Pflanzenwurzel für den Ionenflux von K^+ und Phosphat. Dissert. Justus Liebig-Universität Gießen (1966)
- HELDER, R.J.: Analysis of the minerals across bean roots. Plant Physiol. 28, 358-370 (1953)
- HELDER, R.J.: Studies on the absorption, distribution and release of labelled rubidium ions in young intact barley plants. Acta bot. Neerl. 7, 235-249 (1958)
- HENRICI, M.: The effect of wilting on the direct assimilates of lucerne and other fodder plants. S. African J. Sci. 41, 204-212 (1945)
- HERWIG, K.: Untersuchungen über Nährstoffaufnahme und Nährstofftransport bei jungen Getreidepflanzen in Abhängigkeit vom osmotischen Druck der Außenlösung. Dissert. Justus Liebig-Universität Gießen (1963)
- HIATT, A.J. and R.H. LOWE: Loss of organic acids, amino acids, K and Cl from barley roots treated anaerobically and with metabolic inhibitors. Plant Physiol. 42, 985-990 (1967)
- HIGINBOTHAM, N.: The possible role of adenosintriphosphate in rubidium absorption as revealed by the influence of external phosphate, dinitrophenol and arsenate. Plant Physiol. 34, 645-650 (1959)
- HIGINBOTHAM, N., B. ETHERTON and R.J. FOSTER: Concentration gradients of the major inorganic nutrient ions as related to cell electropotential gradients. Plant Physiol. 37, (suppl.) XLVI (1962)
- HOAGLAND, D.R.: Lectures on the inorganic nutrition of plants. Waltham, Mass. USA. (1948)
- HOAGLAND, D.R. and T.C. BROOKER: Accumulation of salt and permeability in plant cells. J. Gen. Physiol. 25, 865-880 (1942)
- HOFFMANN, W.E.: Kaliumaufnahme von Roggen- und Maispflanzen nach unterschiedlicher Kaliumernährung. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 113, 112-120 (1966)

- HÖFLER, K.: Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ber. Dt. bot. Ges. 38, 288-298 (1920)
- HÖFNER, W. und K. HERWIG: Mangan-Einfluß auf Volumen und osmotischen Wert des Exsudats junger Sonnenblumen. Physiol. Plantarum 19, 31-39 (1966)
- HOLZAPFEL, L. und W. ENGEL: Organische Kieselsäure-Verbindungen XXIX. Mitt. Der Einfluß org. Kieselsäure-Verbindungen auf das Wachstum von *Aspergillus niger* und *Triticum*. Z. Naturforsch. 9b, 602-606 (1954)
- HOFE, A.B.: Salt uptake by root tissue cytoplasm. The relation between uptake and external concentration. Austr. J. Biol. Sci. 6, 396-409 (1953)
- HOPE, A.B. and P.G. STEVENS: Electrical potential differences in bean roots and their relation to salt uptake. Austr. J. Sci. Res. B. 5, 335-343 (1952)
- HOPKINS, H.T.: Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: Effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. Plant Physiol. 31, 155-161 (1956)
- HORN, T.: Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlenhydrate im Laubblatt und seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. Bot. Arch. 3, 137-173 (1923)
- HÜBNER, G.: Zum Wassertransport in *Vicia faba*. Flora 148, 549-594 (1959/60)
- HUFFAKER, R.C. and A. WALLACE: Sodium absorption by different plant species at different potassium levels. Soil Sci. 87, 130-134 (1959)
- HYDEN, S.: A turbidimetric method for the determination of higher polyethylene glycols in biological materials, Ann. Roy. Agr. Coll. 22, 139-145 (1955)
- HYLMÖ, B.: Transpiration and ion absorption, Physiol. Plantarum 6, 333-405 (1953)
- HYLMO, B.: Passive components in the ion absorption of the plant. 1. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. Physiol. Plantarum 8, 433-449 (1955)

- HYLMÖ, B.: Passive components in the ion absorption of the plant. II. The zonal water flow, ion passage and perl size in roots of *vicia faba*. *Physiol. Plantarum* 11, 382-400 (1958)
- ILJIN, W.S.: Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes. *Beih. bot. Cbl.* 32, 15-35 (1915)
- ILJIN, W.S.: Über die Austrocknungsfähigkeit der lebenden Protoplasten der vegetativen Pflanzenzelle. *J.b. Wiss. Bot.* 66, 947-964 (1927)
- ILJIN, W.S.: Der Einfluß der Standortfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert bei Pflanzen. *Planta* 7, 45-58 (1929)
- JACKSON, W.T.: Use of carbowaxes (polyethylene glycols) as osmotic agents. *Planta Physiol.* 37, 513-519 (1962)
- JACKSON, P.C. and D.G. EDWARD: Cation effects on chloride fluxes and accumulation levels in barley roots. *J.Gen. Physiol.* 50, 225-241 (1966)
- JACKSON, P.C. and K.J. STIEF: Equilibrium and ion exchange characteristics of potassium and sodium accumulation by barley roots. *J.Gen. Physiol.* 48, 601-616 (1965)
- JACOBSON, L., R.J. HANNAPEL, D.P. MOORE and M. SCHAEDEL: Influence of Ca^{++} on selectivity of ion absorption process. *Planta Physiol.* 36, 58-61 (1961)
- JACOBSON, L., D.P. MOORE and R.J. HANNAPEL: Role of Ca^{++} in absorption of monovalent cations. *Plant Physiol.* 35, 352-358 (1960)
- JANES, B.E.: Use of polyethylene glycol as a solvent to increase the osmotic pressure of nutrient solution in studies on the physiology of water in plants. *Plant Physiol.* 36, (suppl) XXIV (1961)
- JANES, B.E.: Adjustment mechanisms of plants subjected to varied osmotic pressures of nutrient solution. *Soil Sci.* 101, 180-188 (1966)
- JARVIS, P.G. and M.S. JARVIS: Effects of several osmotic substrates on the growth of *lupinus albus* seedlings. *Physiol. Plantarum* 16, 485-500 (1963)

- JENSEN, G.: Active and passive components in ion uptake processes. Experiments with intact and excised tomato root system. *Physiol. Plantarum* 15, 363-368 (1962)
- JENSEN, G.: Relationship between water absorption and uptake of potassium or calcium in root systems. *Physiol. Plantarum* 17, 779-788 (1964)
- JUDEL G.K. und S. HEILENZ: Erfahrungen in der Mineralstoffanalyse von biologischem Material mit Hilfe des Atom-Absorptions-Spektralphotometers SP 90. *Leitz Mitt. Wiss. u. Techn.* 4, 217-220 (1969)
- JULANDER, O.: Drought resistance in range and pasture grasses. *Plant Physiol.* 20, 573-599 (1945)
- KADDAH, M.T. and S.I. GHOWAIL: Salzwirkung auf das Wachstum von Mais in verschiedenen Entwicklungsstadien. *Agron. J.* 56, 214-217 (1964)
- KAHN, J.S. and J.B. HANSON: The effect of Ca^{++} on K^{+} accumulation in corn and soybean roots. *Plant Physiol.* 32, 312-316 (1957)
- KEMPER, W.D., C.W. ROBINSON and H.M. GOLUS: Growth rates of barley and corn as affected by changes in soil moisture stress. *Soil Sci.* 91, 332-338 (1961)
- KIHLMAN-FALK, E.: Components in the uptake and transport of high accumulative ions in wheat. *Physiol. Plantarum* 14, 417-438 (1961)
- KRAMER, P.J.: Outer space in plants. *Science* 125, 633-635 (1957)
- KURMIES, B.: Colorimetrische Bestimmung kleinster Mengen Phosphorsäure mit Vanadat-Molybdat. *Phosphorsäure* 15, 64.72 (1955)
- KYLIN, A. and B. HYLMÖ: Uptake and transport of sulfate in wheat, active and passive components. *Physiol. Plantarum* 19, 467-484 (1957)
- LAGERWERFF, J.V. and H.E. EAGLE: Osmotic and specific effects of excess salts on beans. *Plant Physiol.* 38, 472-477 (1961)
- LAGERWERFF, J.V. and H.E. EAGLE: Transpiration related to ion uptake by beans from saline substrates. *Soil Sci.* 93, 420-430 (1962)

LAGERWERFF, J.V. and
J.P. HOLLAND:

Growth and mineral content of carrots and beans as related to varying osmotic and ionic-composition effects in saline sodic sand cultures.
Agronomy J. 52, 603-608 (1960)

LAGERWERFF, J.V. and
G. OGATA and
H.E. EAGLE:

Control of osmotic pressure of culture solutions with polyethylene glycol.
Science 133, 1486-1487 (1961)

LARSON, W.E. and
W.H. PIERRE:

Interaction of sodium and potassium on yield and cation composition of selected crops.
Soil Sci. 76, 51-64 (1953)

LATIES, G.G.:

Active transport of salt into plant tissue.
Ann. Rev. Plant Physiol. 10, 87-112 (1959)

LATIES, G.G.:

The generation of latent - ion - transport capacity.
Proc. Nat. Acad. Sci. 45, 163-175 (1959a)

LEGGETT, J.E. and
E. EPSTEIN:

Kinetics of sulfate absorption by barley roots.
Plant Physiol. 31, 222-226 (1956)

LEGGETT, J.E.,
R.A. GOLLOWAY and
H.G. GAUCH:

Calcium activation of orthophosphate absorption by barley roots.
Plant Physiol. 40, 897-902 (1965)

LEHMANN, K.:

Einfluß variiertter Mg- und Mn-Gaben auf Kationen-Aufnahme und Mg-Fractionen. *Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde.* 106, 111-116 (1964)

LEWIS, G.N.:

The osmotic pressure of concentrated solutions and the laws of the perfect solution.
J. Amer. Chem. Soc. 30, 668-683 (1908)

LEWIS, F.J. and
G.H. TUTTLE:

Osmotic properties of some plant cells at low temperatures.
Ann. Bot. 34, 405-416 (1920)

LINSER, H.:

Die Kalium-Abgabe intakter Gerstenpflanzen an das Nährmedium. *Kali-Briefe, Fachgeb.* 2, 1-6 (1965)

LINSER, H. und
S. FARRAHI-ASCHTIANI:

Der Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die Nährstoffaufnahme etiolierter und grüner Pflanzen.
Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 110, 26-35 (1965a)

- LINSER, H. und
K. HERWIG: Untersuchungen zur Abhängigkeit der
Nährstoffaufnahme vom osmotischen Druck
der Außenlösung.
Protoplasma 57, 588-600 (1963)
- LINSER, H.,
H. MAYR und
C. CRVALA: Der Einfluß des osmotischen Druckes
einer Nährlösung auf die Phosphataufnahme
durch Wurzeln von *Lycopersicon esculentum*
Atompraxis 8, 4-6 (1962)
- LUNDEGARDH, H.: Einige Bedingungen der Bildung und Auf-
lösung der Stärke.
Jb. Wiss. Bot. 53, 421-463 (1914)
- LUNDEGARDH, H.: Die Blattanalyse.
Verl. Gustav Fischer, Jena (1945)
- LUNDEGARDH, H.: Mechanism of absorption, transport,
accumulation and secretion of ions.
Ann. Rev. Plant Physiol. 6, 1-24 (1955)
- LUNIN, J. and
H. GALLATIN: Effect of saline water on the growth
and chemical composition of bean:
I. Influence of soil dilution.
Proc. Soil Sci. Soc. America 24,
231-234 (1960)
- LUNIN, J.,
H. GALLATIN and
A.R. BATCHELDER: Effect of stage of growth at time of
salinization on the growth and chemical
composition of beans:
II. Salinization in one irrigation
compared with gradual salinization.
Soil Sci. 92, 194-201 (1961)
- MAC ROBBIE, E.A.C. and
J. DAINTY: Sodium and potassium distribution and
transport in the seaweed *Rhodomenia*
palata (L.) J. Agardh.
Physiol. Plantarum 11, 782 (1958a)
- MAC ROBBIE, E.A.C. and
J. DAINTY: Ion transport in *Nitellopsis obtusa*.
J. Gen. Physiol. 42, 335 (1958b)
- MARSCNER, H.: Untersuchungen über die Aufnahme von
Cäsium durch isolierte Gerstenwurzeln.
Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 95,
30-51 (1961)
- MARSCNER, H.: Einfluß von Calcium auf die Natriumauf-
nahme und die Kaliumabgabe isolierter
Gerstenpflanzen.
Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 107,
19-32 (1963)
- MARSCNER, H.: Aktive und passive Ionenverlagerung durch
die Pflanzenwurzel in den Sproß unter dem
Einfluß der Transpiration.
Landwirtsch. Forsch. Sonderh. 18, 91-99
(1964a)

- MARSCHNER, H. und K. MENGEL:** Apparent free space. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 98, 30-44 (1962)
- MARSCHNER, H. und K. MENGEL:** Der Einfluß von Ca- und H-Ionen bei unterschiedlichen Stoffwechselbedingungen auf die Membranpermeabilität junger Gerstenwurzeln. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 112, 39-49 (1966)
- MARSCHNER, H. und G. MICHAEL:** Untersuchungen über Schwefelabscheidung und Sulfataustausch an Weizenwurzeln. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 91, 29-44 (1960)
- MARSCHNER, H., M.C. SAXENA und G. MICHAEL:** Aufnahme von Phosphat durch Gerstenkeimpflanzen in Abhängigkeit vom osmotischen Druck der Nährlösung. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 111, 82-94 (1965)
- MARSCHNER, H. und W. SCHAFARCZYK:** Vergleich der Nettoaufnahme von Natrium und Kalium bei Mais- und Zuckerrübenpflanzen. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 118, 172-186 (1967)
- MARSCHNER, H. und W. SCHAFARCZYK:** Influx und Efflux von Natrium und Kalium bei Mais- und Zuckerrübenpflanzen. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 118, 187-201 (1967a)
- MAYNARD, D.N. und J.H. BACKER:** The influence of rubidium-potassium levels on growth and ion accumulation in tomatoes. Plant and Soil 23, 137-140 (1965)
- MC CLENDON, J.H. and L.R. BLINKS:** Use of high molecular weight solutes in the study of isolated intracellular structures. Nature 170, 577-578 (1952)
- MENGEL, K.:** Die Donnan-Verteilung der Kationen im freien Raum der Pflanzenwurzel und ihre Bedeutung für die aktive Kationenaufnahme. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 95, 240-253 (1961)
- MENGEL, K.:** Die K- und Ca-Aufnahme der Pflanze in Abhängigkeit vom Kohlenhydratgehalt ihrer Wurzel. Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 98, 44-54 (1962)

- MENGEL, K.: Die Bedeutung der Wurzelaustausch-
absorption für die Kationenaufnahme
der höheren Pflanze.
Habilit. Justus Liebig-Universität
Gießen (1962a)
- MENGEL, K.: Die Bedeutung von Kationenkonkurrenzen
im free space der Pflanzenwurzel für die
aktive Kationenaufnahme.
Agrochimica 7, 236-257 (1963)
- MENGEL, K.: Der Einfluß von ATP-Zugaben und weiterer
Stoffwechselagenzien auf die Rb-Aufnahme
abgeschnittener Gerstenwurzeln.
Physiol. Plantarum 16, 767-776 (1963a)
- MENGEL, K.: Influx und Efflux bei der Kaliumauf-
nahme junger Gerstenwurzeln.
Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 106,
193-206 (1964)
- MENGEL, K.: Die Kalium-Abgabe intakter Gerstenpflan-
zen an das Nährmedium.
Kali-Briefe 2/3 Juli (1965)
- MENGEL, K.: Funktion und Bedeutung des Kaliums im
pflanzlichen Stoffwechsel.
Naturwiss. Rdsch. 8, 332-336 (1968)
- MENGEL, K. und
H. MARSCHNER: Die aktive Ionenaufnahme durch die
Pflanzenzelle.
Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 100,
193-207 (1962)
- MENGEL, K. und
B. SCHNEIDER: Die Kali-Aufnahme als Funktion der
Influxrate und der Zellpermeabilität,
mathematisch und experimentell an der
K-Aufnahme junger Gerstenwurzeln dar-
gestellt.
Physiol. Plantarum 18, 1105-1114 (1965)
- MEYER, B.S.: Seasonal variations in the physical and
chemical properties of the leaves of the
pitch pine, with especial reference to
cold resistance.
Amer. J. Bot. 15, 449 (1928)
- MICHAEL, G.: Über das Wahlvermögen der Pflanzen bei
der Mineralstoffaufnahme.
Dt. Akad. d. Landwirtschaftswiss. 8,
Berl. (1959)
- MICHAEL, G. und
H. MARSCHNER: Untersuchungen über die Phosphatab-
scheidung aus Pflanzenwurzeln mit Hilfe
von ³²P.
Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 89,
1-18 (1958)

- MICHAEL, G. und
H. MARSCHNER: Der Einfluß unterschiedlicher Luft-
feuchtigkeit und Transpiration auf
Mineralstoffaufnahme und Verteilung.
Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 96,
200-212 (1962)
- MIDDELTON, J. and
R.S. RUSSELL: The interaction of cations in
absorption by plant tissues.
J. exper. Bot. 9, 115-127 (1958)
- MILLER, E.C.: A physiological study of the winter
wheat plant in different stages of its
development.
Kansas Agr. Ept. Std. Tech. Bull. 47,
(1939)
- MITCHELL, J.W. and
C.L. HAMNER: Polyethylene glycols as carriers for
growth-regulation substances.
Bot. Gaz. 105, 474-483 (1944)
- MOAWAD, A.M.: Das Verhalten einiger anorganischer und
organischer Eisenverbindungen im Boden
und ihre Wirkungen auf Eisenaufnahme,
Ertrag und Proteinsynthese von Pflanzen
in Wasserkultur.
Dissert. Justus Liebig-Universität
Gießen (1969)
- MOHL, H.: Welche Ursachen bewirken die Erweiterung
und Verengung der Spaltöffnungen?
Bot.Ztg. 14, 697-704 u. 713-721 (1856)
- MOLISCH, H.: Über den Einfluß der Transpiration auf
das Verschwinden der Stärke in den
Blättern.
Ber. Dt. bot. Ges. 39, 339-344 (1921)
- MULDER, D.: Mg-deficiency in fruit trees on sandy
soil and clay soils in Holland.
Plant and Soil 2, 145-158 (1950)
- MURPHY, R.P.: Metabolic aspects of transport across
cell membranes.
University of Wisconsin Press, Madison
Wisc. 379 (1957)
- MURPHY, R.P.: Some factors influencing cation uptake
by excised roots of perennial rye grass.
Plant and Soil 10, 242-249 (1959)
- NÄGELI, C.: Pflanzenphysiologische Untersuchungen.
Zürich H. 1 (1855)
- NEGER, F. W.: Die Stärkeökonomie der grünen Pflanze.
Naturwiss. Z. Forst- u. Landwirtschaft. 13,
370-380 (1915)

- NETTER, H.: Mögliche Mechanismen und Modelle für aktive Transportvorgänge. In: Biochemie des aktiven Transportes. S. 13-44, Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg (1961)
- NIELSEN, T.R. and R. OVERSTREET: A study of the role of hydrogen ion in the mechanism of potassium absorption by excised barley roots. Plant Physiol. 30, 303-309 (1955)
- OERTLI, J.J.: A test of a mechanism of salt and water absorption using evidence from guttation studies. Agrochimica 8, 37-63 (1963)
- OERTLI, J.J.: Betrachtungen zum Trägertransport bei der pflanzlichen Ionenaufnahme. Z.Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 104, 25-38 (1964)
- OERTLI, J.J.: Aufnahme und Rücktransport von Ionen durch pflanzliche Zellen. Z.Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 107, 193-206 (1964a)
- OERTLI, J.J.: Further investigation on the mechanism of water and salt uptake in guttation plants: The effect of slowly absorbed osmotica. Agrochimica 8, 101-115 (1964b)
- OERTLI, J.J.: Effects of external salt concentrations on water relations in plants: I. Absence of osmotic adjustment in the root xylem. Soil Sci. 102, 180-186 (1966)
- OERTLI, J.J.: Effects of external salt concentrations on water relations in plants. III. Concentration dependence of the osmotic differential between xylem and external medium. Soil Sci. 104, 56-62 (1967)
- OERTLI, J.J. and W.F. RICHARDSON: Effects of external salt concentrations on water relations in plants. Soil Sci. 105, 177-183 (1968)
- ORDIN, L. and L. JACOBSON: Inhibition of ion absorption and respiration in barley roots. Plant Physiol. 30, 21-27 (1955)
- OVERSTREET, R.: Comments on the absorption of inorganic ions by root cells. Plant Physiol. 32, 491-492 (1957)

- OVERSTREET, R. and
L. JACOBSON: Mechanism of ion absorption by roots.
Ann. Rev. Plant Physiol. 3, 189-206
(1952)
- OVERSTREET, R.,
L. JACOBSON and
R. HANDLEY: The effect of calcium on the absorption
of potassium by barley roots.
Plant Physiol. 27, 583-590 (1952)
- PETERS, D.B.: Growth and water absorption by corn as
influenced by soil moisture tension,
moisture content and relative humidity.
Proc. Soil Sci. Soc. America 24, 523-526
(1960)
- PETERSON, S.: Ion absorption in young sunflower plants.
I. Uptake and transport mechanisms for
sulphate.
Physiol. Plantarum 13, 133-147 (1960)
- PFEFFER, W.: Untersuchungen aus dem Botanischen
Institut zu Tübingen.
2, 179 (1886)
- PFEFFER, W.: Untersuchungen aus dem Botanischen
Institut zu Tübingen.
2, 325 (1888)
- PIRSON, A. und
G. SCHAEFER: Osmotischer Wasserentzug und Plasmolyse
mit Polyäthylenoxyd.
Protoplasma 48, 215-220 (1957)
- PIRSON, A. und
F. SEIDEL: Zell- und stoffwechselphysiologische
Untersuchungen an der Wurzel von
Lemna Minor L. unter besonderer Be-
rücksichtigung von K- und Ca-Mangel.
Planta 38, 431-473 (1950)
- PITMANN, M.G.: The determination of the salt relations
of the cytoplasmic phase in cells of
beetroot tissue.
Aust. J. Biol. Sci. 16, 647-668 (1963)
- POST, R.T.,
C.R.C. MERRIT,
C.R. KINSOLVING and
C.D. ALBRIGHT: Membrane adenosine triphosphatase as a
participant in the active transport of
sodium and potassium in the human
erythrocyte.
J. Biol. Chem. 235, 1796 (1960)
- RAINS, D. W.,
W.E. SCHMIDT and
E. EPSTEIN: Absorption of cations by roots. Effects of
of hydrogen ions and essential role of
calcium.
Plant Physiol. 39, 274-278 (1964)
- ROBERTSON, R.N.: The uptake of minerals.
In: Handbuch der Pflanzenphysiol. Bd. IV,
S. 244-245 Verlag Springer, Berlin,
Göttingen, Heidelberg (1958)

- ROBERTSON, R.N.: Ion transport and respiration.
Biological Rev. 35, 231-246 (1960)
- ROSA, J.T.: Investigation on the hardening process
in vegetable plants.
Missouri Agr. Expt. Sta. Research Bull.
48, (1921)
- RUF, R.H.,
Jr. R. ECKERT and
Jr. R.O. GIFFORD: Osmotic adjustment of cell sap to
increases in root medium osmotic stress.
Soil Sci. 96, 326-330 (1963)
- RUF, R.H..
Jr. R. ECKERT and
Jr. R.O. GIFFORD: Components of osmotic adjustment of
plants to rapid changes in root medium
osmotic pressure.
Soil Sci. 104, 159-162 (1967)
- RUSSELL, R.S. and
D.A. BARBER: The relationship between salt uptake
and the absorption of water gby intact
plants.
Ann. Rev. Plant Physiol. 11, 127-140
(1960)
- RUSSELL, R.S. and
V.M. SHORROLKS: The relationship between transpiration
and the absorption of inorganic ions by
intact plants.
J. exper. Bot. 10, 301-316 (1959)
- SACHS, J.: Handbuch der Experimentalphysiologie.
Leipzig (1865)
- SCHAEDEL, M. and
L. JACOBSON: Ion absorption and retention by
chlorella pyrenoidosa.
II. Permeability of the cell to sodium
and rubidium.
Plant Physiol. 41, 248-254 (1966)
- SCHARRER, K. und
K. MENGEL: Die Anwendung von Ionenaustauschern
bei der spektralphotometrischen
Emissionsanalyse.
Z.Tierphysiol.,Tierernähr.,Futtermittel-
kunde 13, 142-154 (1958)
- SCHARRER, K. und
K. MENGEL: Über den Kalium-Magnesium-Antagonismus
bei Mais und Sonnenblumen.
Z.Pflanze nernähr.,Düngg.,Bodenkde.83,
149-162 (1958a)
- SCHARRER, H. und
K. MENGEL: Aufnahme und Verteilung der Kationen
Ca, Mg, K und Na in der Pflanze bei
variiertter K- und Mg-Düngung sowie bei
extraradikaler K-Versorgung.
Plant and Soil 12, 377-396 (1960)
- SCHARRER, K. und
K. MENGEL: Die Bestimmung von K, Na, Ca, Mg und P
in Physiologischen Flüssigkeiten.
Z.Tierphysiol.,Tierernähr.,Futter-
mittelkunde 15, 1 (1960a)

- SCHEFFER, F. und
H.G. SCHULZ: Der Einfluß von Oxydationsprodukten der
Glukose auf das Wachstum von Haferkeim-
lingen.
Z.Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 85,
123-135 (1959)
- SCHMIDT, O.: Die Mineralstoffaufnahme der höheren
Pflanze als Funktion einer Wechsel-
beziehung zwischen inneren und äußeren
Faktoren.
Z. Bot. 30, 289-334 (1936)
- SHOURBAGY, N.E. and
A. WALLACE: Na-Anreicherung und Na-Reaktionen von
fünf Gerstenvarietäten.
Agron. J. 57, 449-450 (1965)
- SLAYTER, R.O.: Effects of several osmotic substrates
on the water relationships of tomato.
Austr.J.Biol. Sci. 14, 519-540 (1961)
- SMITH, R.C.: Influence of upward water translocation
on uptake of ions in corn plants.
Amer. J. Bot. 47, 424-429 (1960)
- SMYTH, H.F.,
C.P. CARPENTER and
C.B. SCHAFFER: The chronic oral toxicology of the
polyethylene glycols.
J.Am. Pharm. Assoc.(Sci Ed.) 44, 27-30
(1955)
- SOLOVYOV, V.A.: Effect of high concentrations of
NaCl on potassium and sodium uptake
and distribution in separately head
pumpkin plants.
Fiziol. Rasterij 13, 320-326 (1966)
- SUTCLIFFE, J.F.: The exchangeability of K and Br ions
in cells of red beet root tissue.
J. Exper. Bot. 5, 313-326 (1954)
- SUTCLIFFE, J.E.: Mineral salt absorption in plants.
Pergamon Press, London (1962)
- TANANDA, T.: Localizations and mechanism of Ca-
stimulation of Rb-absorption in the
mungbean root.
Amer. J. Bot. 49, 1068-1072 (1962)
- TANADA, T.: Kinetics of Rb-absorption by excised
barley roots under changing Rb-concentra-
tions. I. Effect of other cations on Rb-
uptake.
Plant Physiol. 38, 422-425 (1963)
- TANNER, W. and
O. KANDEL: Die Abhängigkeit der Adaptation der
Glukose-Aufnahme von der oxydativen
und der photosynthetischen Phosphory-
lierung bei *Chlorella vulgaris*.
Z.Pflanzenphysiol. 58, 24-32 (1967)

- THIMANN, K.V.,
G.M. LOOS and
E.W. SAMUEL: Penetration of mannitol into potato discs.
Plant Physiol. 35, 848-853 (1960)
- TROUGHTON, A.: Effect of sodium chloride on the growth of *lolium perenne*.
Plant and Soil 27, 148-150 (1967)
- TRUOG, E.,
R.J. GOATES,
G.C. GERLOFF and
K.C. BERGER: Magnesium - phosphorus relationships in plant nutrition.
Soil Sci. 63, 19 (1947)
- URSPRUNG, A.: Einige Resultate der neusten Saugkraftstudien.
Flora 118, 119, 566-599 (1925)
- URSPRUNG, A.: Die Messung der osmotischen Zustandsgrößen pflanzlicher Zellen und Gewebe.
In: ABDERHALDEN, Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 4, Heft 7, 469
1109-1572 (1938)
- VAN STEVENINK, R.F.M.: The significance of calcium on the apparent permeability of cell membranes and the effects of substitution with other divalent ions.
Physiol. Plantarum 18, 54-69 (1965)
- VASSILJEV, I.M. and
M.G. VASSILJEV: Changes in carbohydrate content of wheat plants during the process of hardening for drought resistance.
Plant Physiol. 11, 115-125 (1936)
- VIETS, F.G.: Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation of excised barley roots.
Plant Physiol. 19, 466-680 (1944)
- WADLEIGH, C.H. and
C.A. BOWER: The influence of Ca^{++} ion activity in water culture on the intake of cations by bean plants.
Plant Physiol. 25, 1-12 (1950)
- WASEL, Y.: The effect of Ca^{++} on the uptake of monovalent ions by excised barley roots.
Physiol. Plantarum 15, 709-724 (1962)
- WASEL, Y.,
R. NEUMANN and
Y. ESHEL: The nature of the pH-effect on the uptake of rubidium by excised barley roots.
Physiol. Plantarum 19, 115-121 (1966)
- WALLACE, A.: Uptake of mannitol by bush bean plants and distribution in plant parts.
Solute uptake by intact plants,
S. 90-92 (1963)

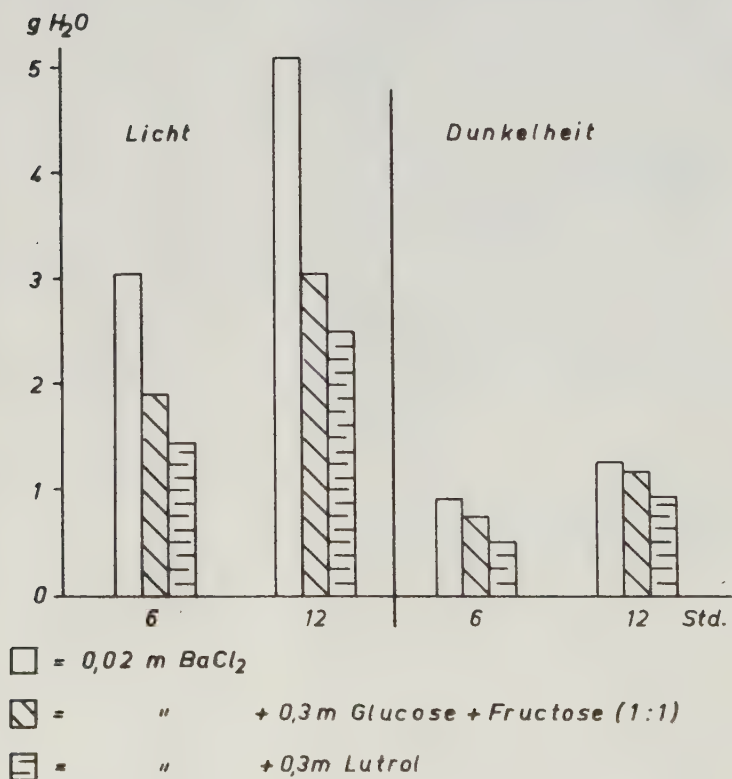
- WALTER, H.: Tabellen zur Berechnung des osmotischen Wertes von Pflanzensäften, Zuckerrübenlösung und einiger Salzlösungen. Ber. Dt. bot. Ges. 54, 328-339 (1936)
- WALTER, H.: Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. In: ABDERHALDEN, Handb. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI, Teil 4, 353-371 (1939)
- WALTER, H.: Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Teil: Standortlehre, Eugen Ulmer, Stuttgart (1951)
- WALTER, H.: The water economy and the hydrature of plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 6, 239-252 (1955)
- WALTER, H.: Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Teil Standortlehre (analytisch-ökologische Geobotanik) Ulmer, Stuttgart (1960)
- WALTER, H.: Einführung in die Phytologie Bd. I. Grundlagen des Pflanzenlebens. Ulmer Stuttgart (1962)
- WIEBE, H.H. and P.J. KRAMER: Translocation of radioactive isotopes from various regions of roots of barley seedlings. Plant Physiol. 29, 342-348 (1954)
- WILBRANDT, W.: Aktiver Transport durch Grenzflächen. Verhandl. d. Ges. Dt. Naturforscher und Ärzte, S. 48 Springer-Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg (1963)
- WILLIAMS, D.E. and N.T. COLEMAN: Cation exchange properties of plant root surfaces. Plant and Soil 2, 243-256 (1950)
- WINTER, A.G.: New physiological and biological aspects on interrelationship between higher plants Symp. Soc. Eth. Biol. 15, 229-263 (1961)
- WITHROW, R.B. and F.S. HOWLETT: New carriers for plant growth regulators. Plant Physiol. 21, 131-139 (1946)
- WRIGHT, K.E.: Transpiration and the absorption of mineral salts. Plant Physiol. 14, 171-174 (1939)

ZIMMERMANN, P.W. and
A.E. HITCHCOCK:

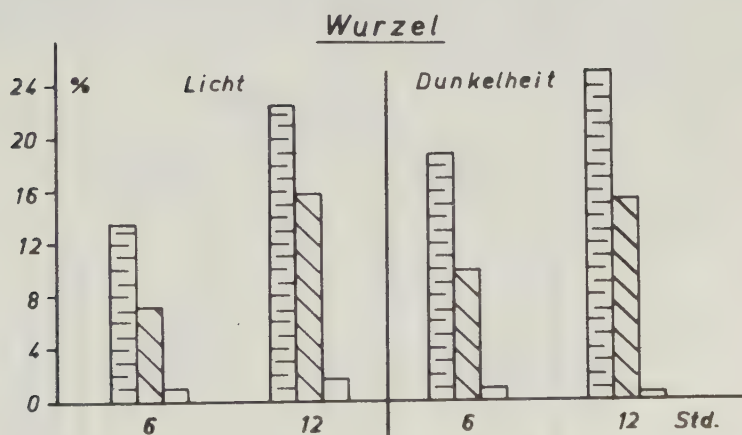
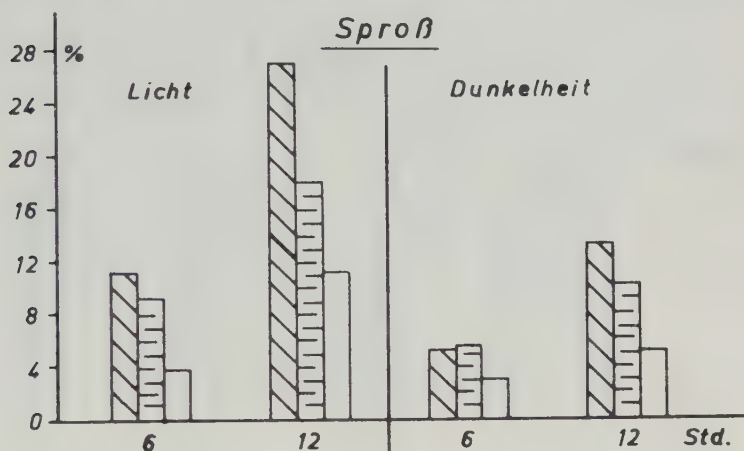
Substituted phenoxy and benzoic acid
growth substances and the relation of
structure to physiological activity.
Contrib. Boyce Thomp. Inst. 12,
321-343 (1942)

VII. A n h a n g

Darst.1 Transpiration ($\text{g H}_2\text{O}$) von 25 Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. in Lösungen verschiedener Osmotika



Darst. 2 Gewichtszunahme von Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. Behandlung (in % der Kontrolle)

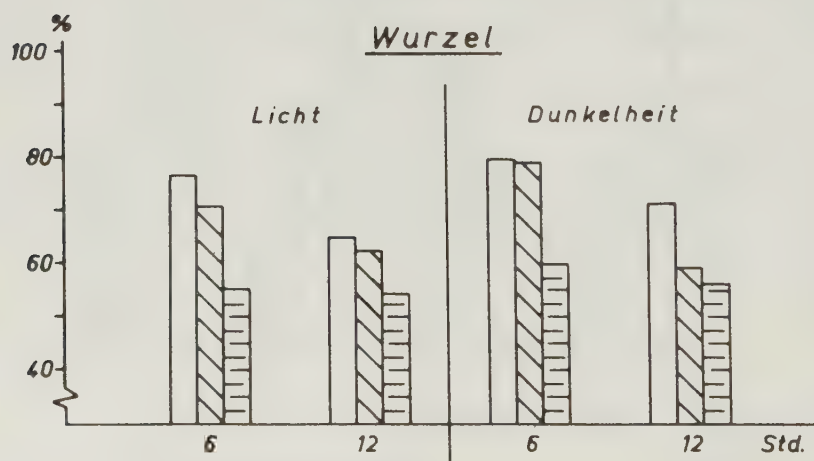
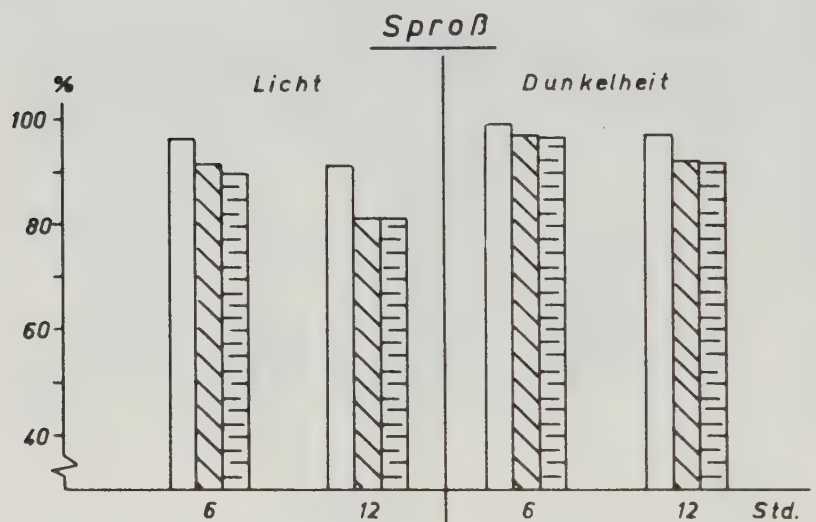


□ = 0,02 mol $BaCl_2$

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 3 K-Gehalte von Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

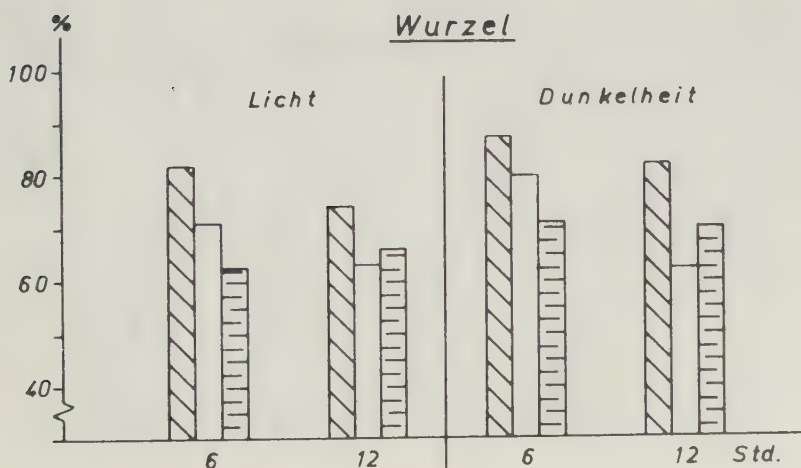
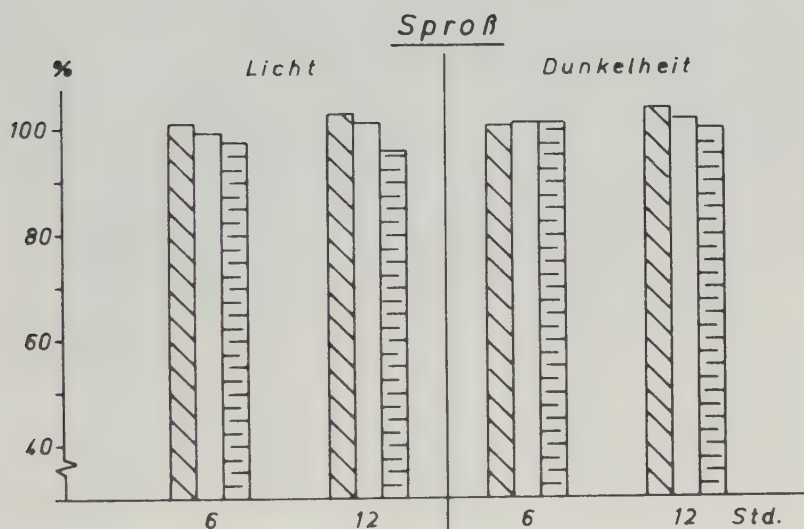


□ = 0,02 mol BaCl₂

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 3a K-Menge in Gerstenpflanzen nach
6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

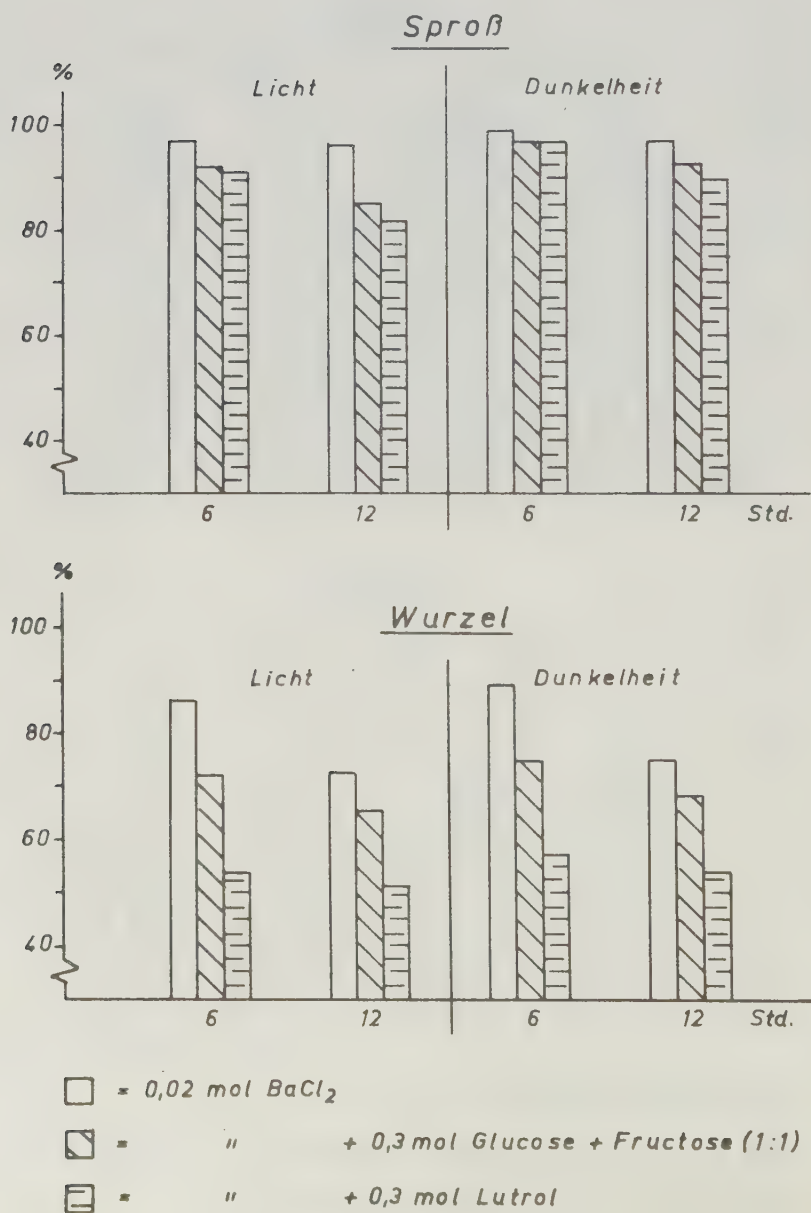


□ = 0,02 mol BaCl₂

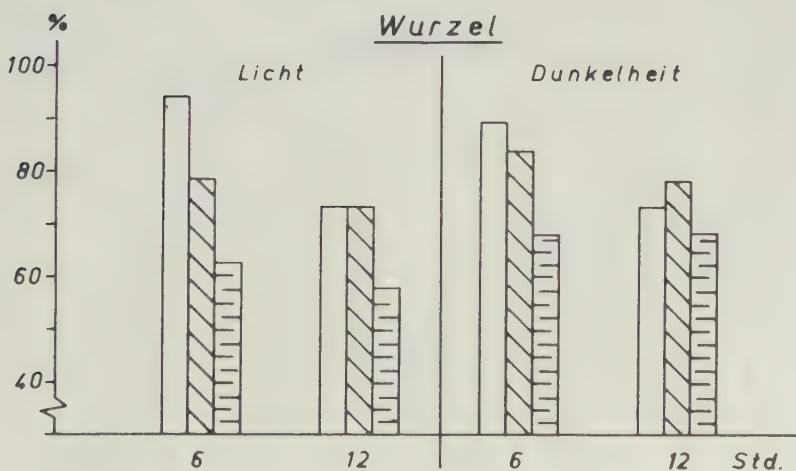
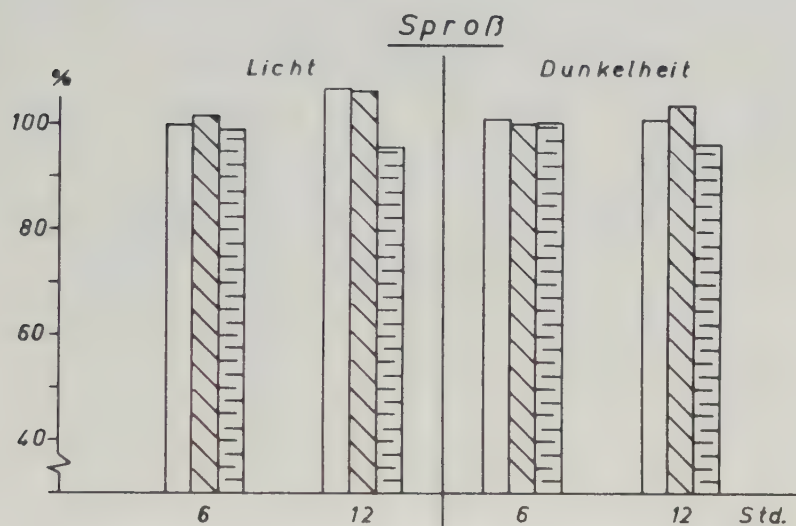
▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 4 *Ca-Gehalte von Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)*



Darst. 4a Ca-Menge in Gerstenpflanzen nach
6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

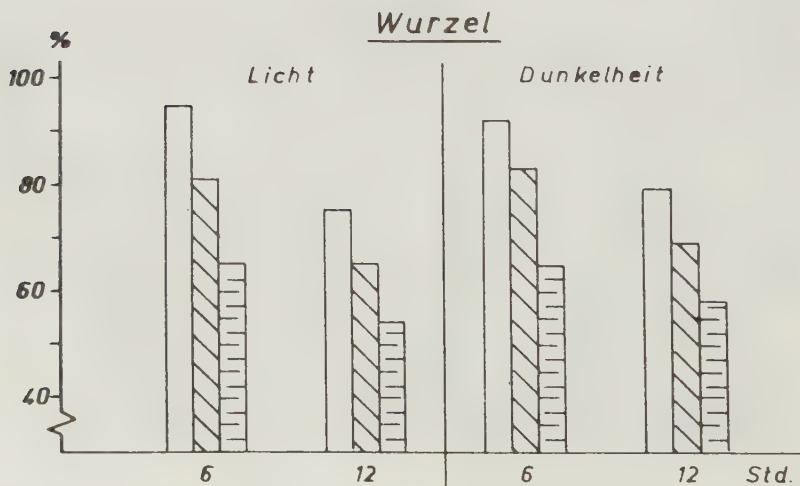
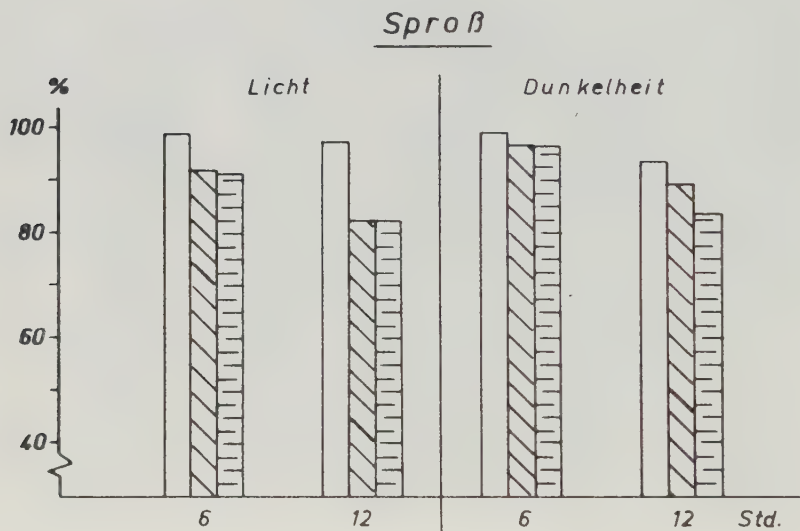


□ = 0,02 mol BaCl₂

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 5 *Mg-Gehalte von Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)*

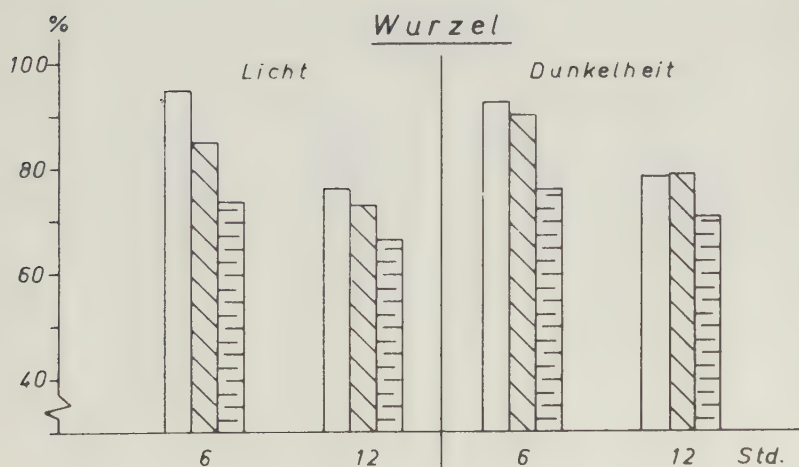
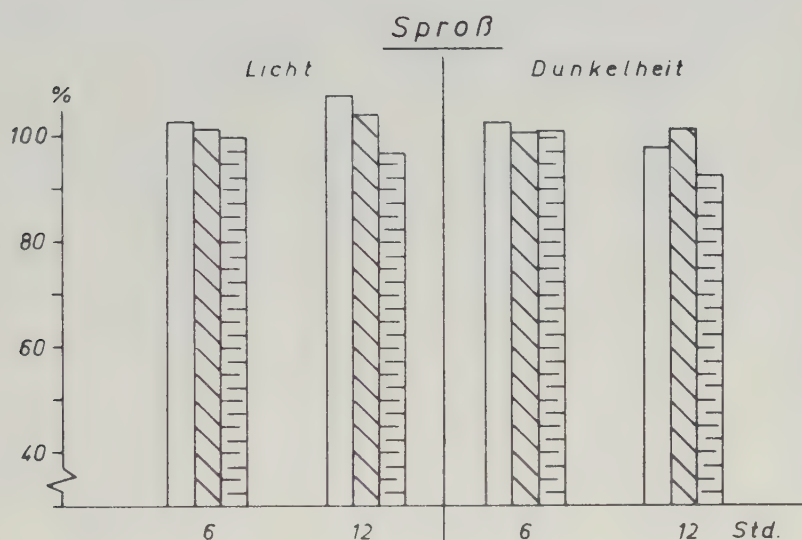


□ = 0,02 mol BaCl₂

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 5a Mg-Menge in Gerstenpflanzen nach
6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

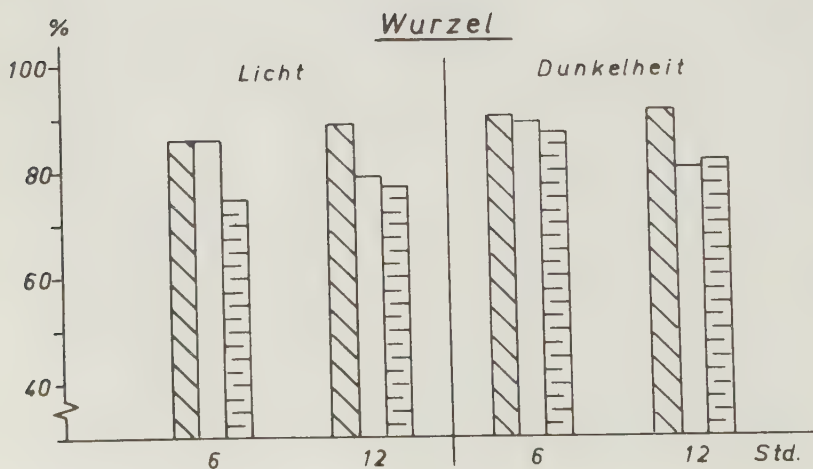
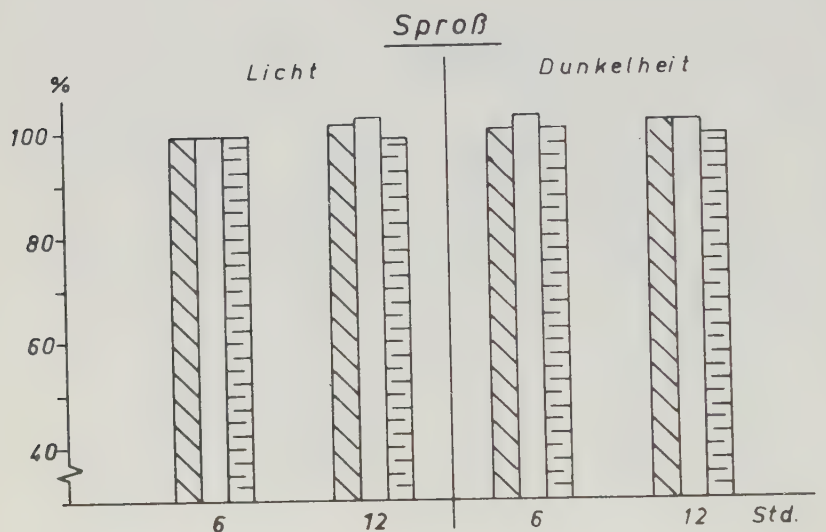


□ = 0,02 mol $BaCl_2$

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 6a P-Menge in Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

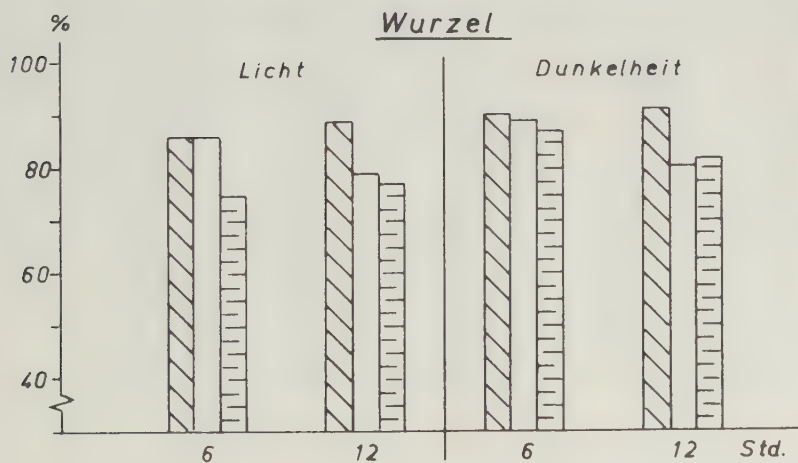
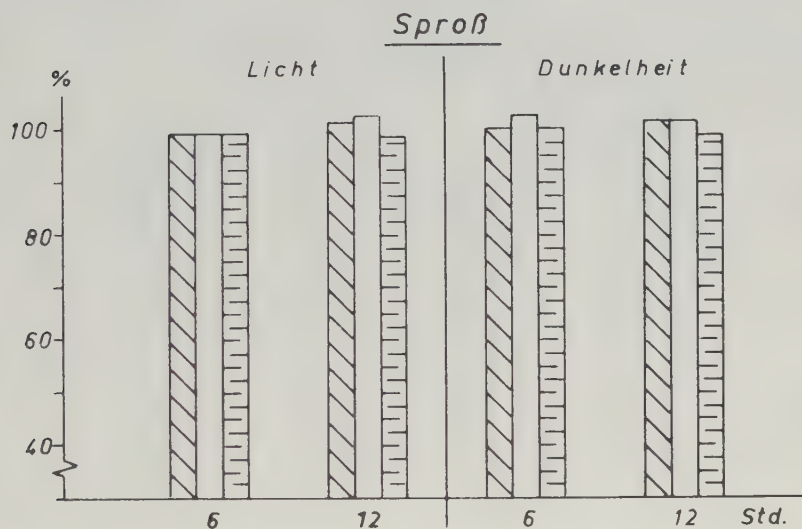


□ = 0,02 mol BaCl₂

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 6a P-Menge in Gerstenpflanzen nach
6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

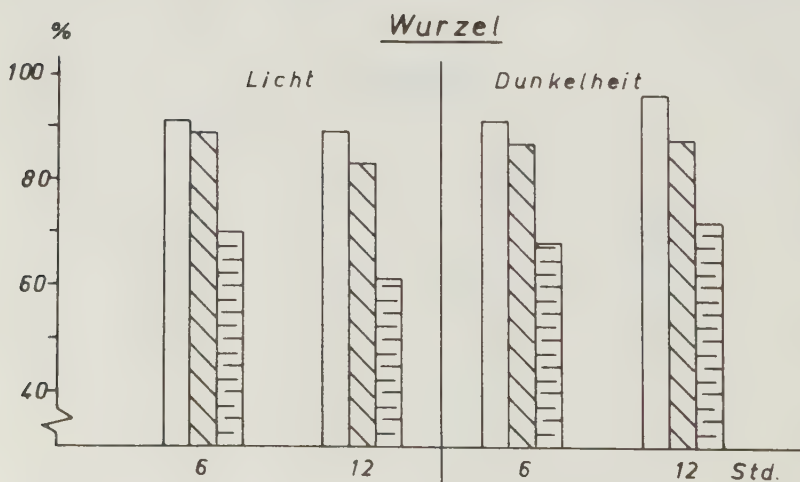
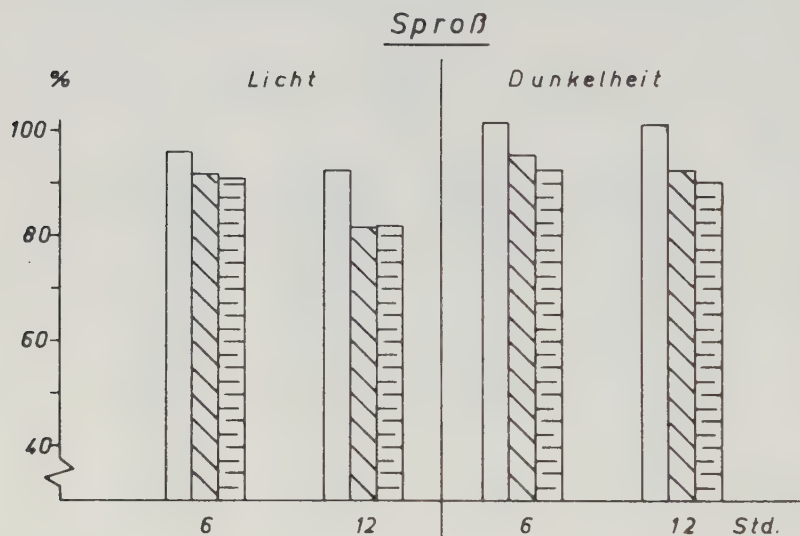


□ = 0,02 mol $BaCl_2$

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 7 N-Gehalte von Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

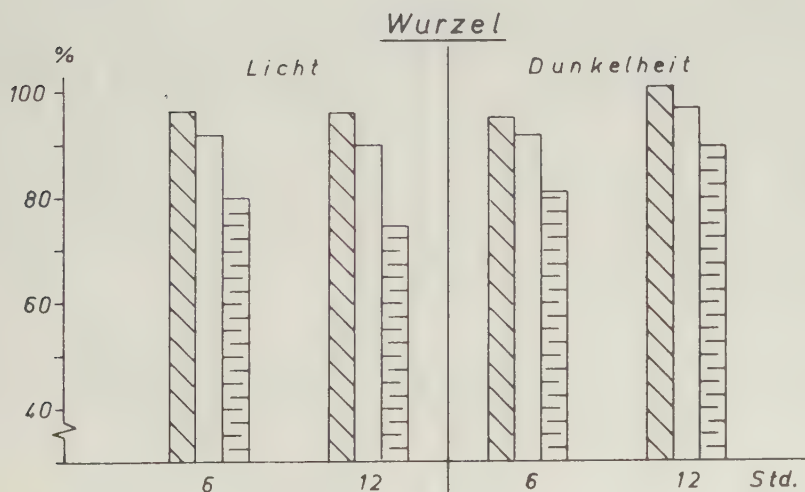
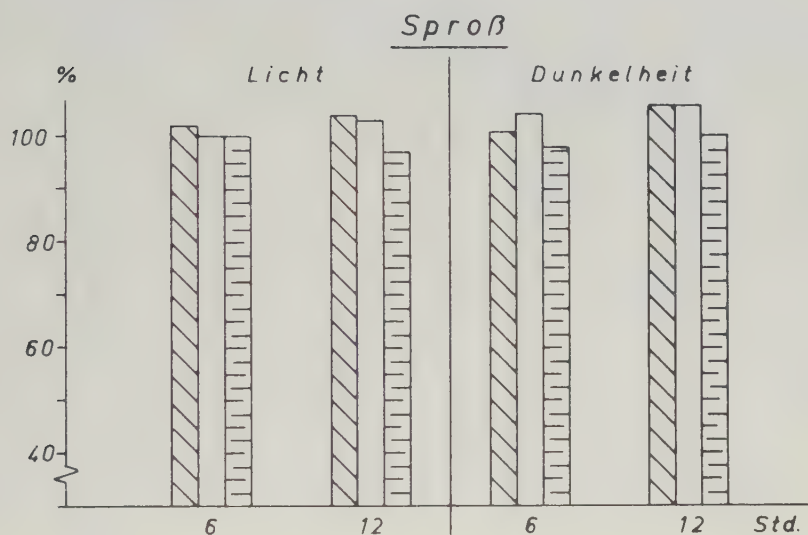


□ = 0,02 mol $BaCl_2$

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▩ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 7a N-Menge in Gerstenpflanzen nach
6 u. 12 Std. Behandlung (rel., Kontr.=100)

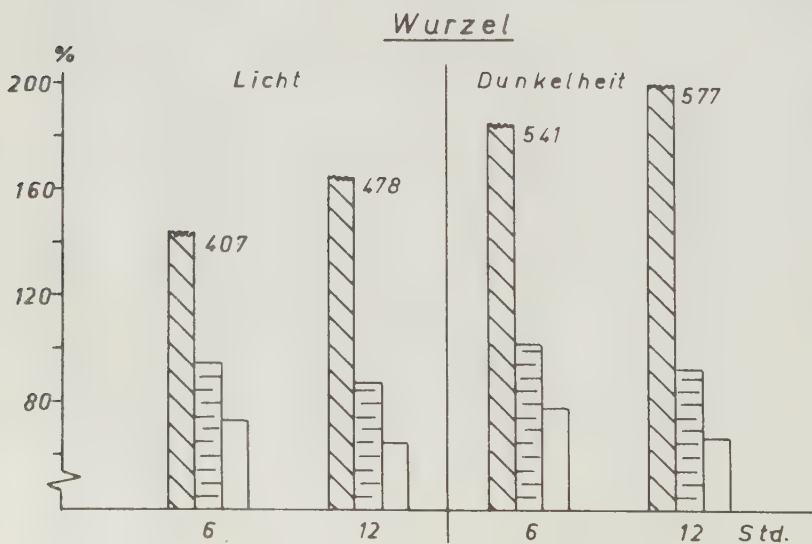
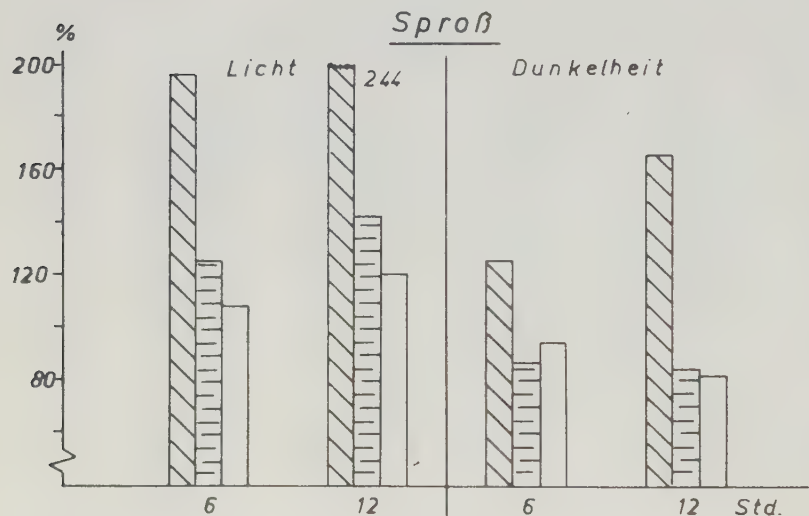


□ = 0,02 mol BaCl₂

▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

Darst. 8 Kohlenhydratgehalt von Gerstenpflanzen nach 6 u. 12 Std. Behandl. (rel., Kontr.=100)

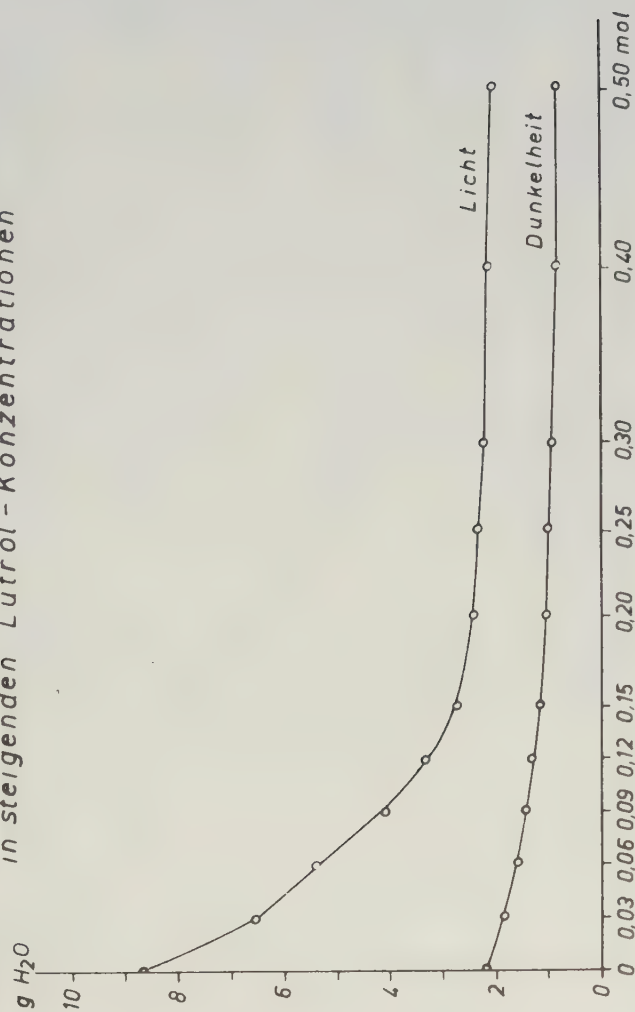


□ = 0,02 mol BaCl₂

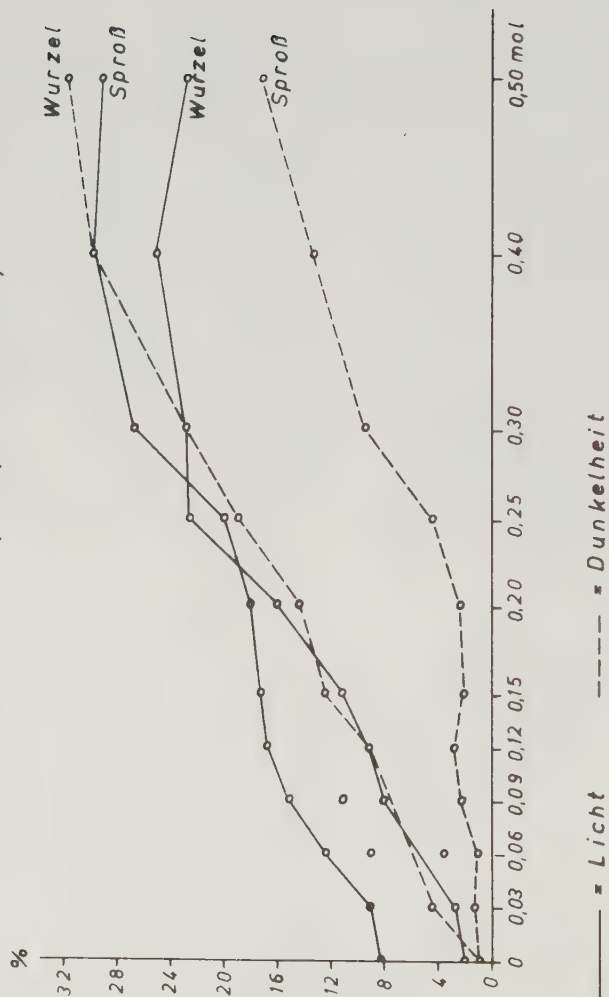
▨ = " + 0,3 mol Glucose + Fructose (1:1)

▤ = " + 0,3 mol Lutrol

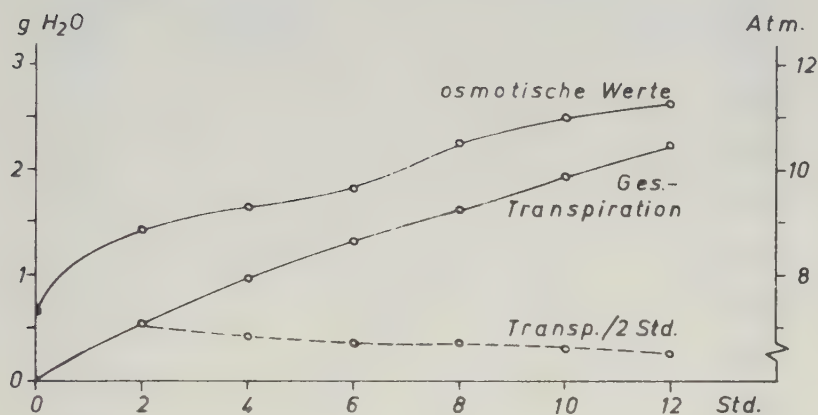
Darst. 9 Transpiration von 25 Gerstenpflanzen nach 12 Std.
in steigenden Lutrol-Konzentrationen



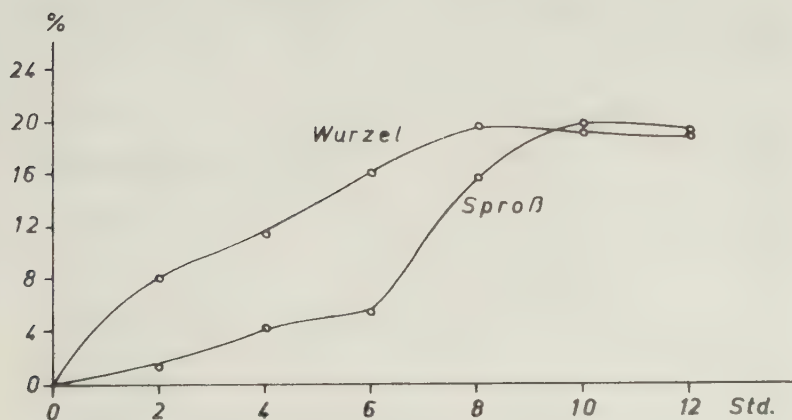
Darst. 10 Gewichtszunahme von Gerstenpflanzen nach 12
Std. in steigenden Lutrolkonzentrationen
(rel., Kontr. = 100)



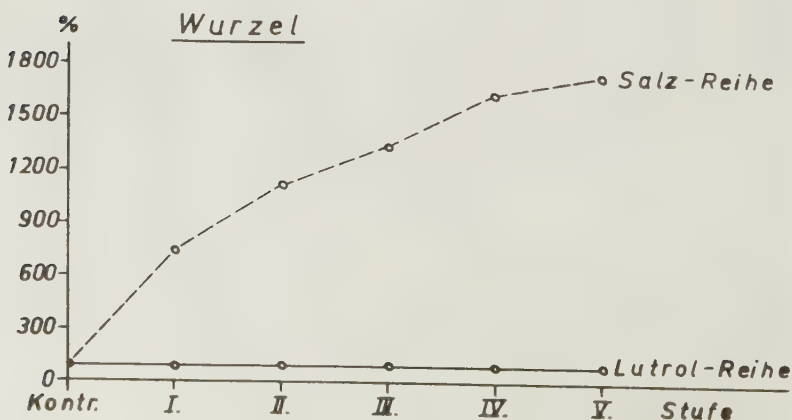
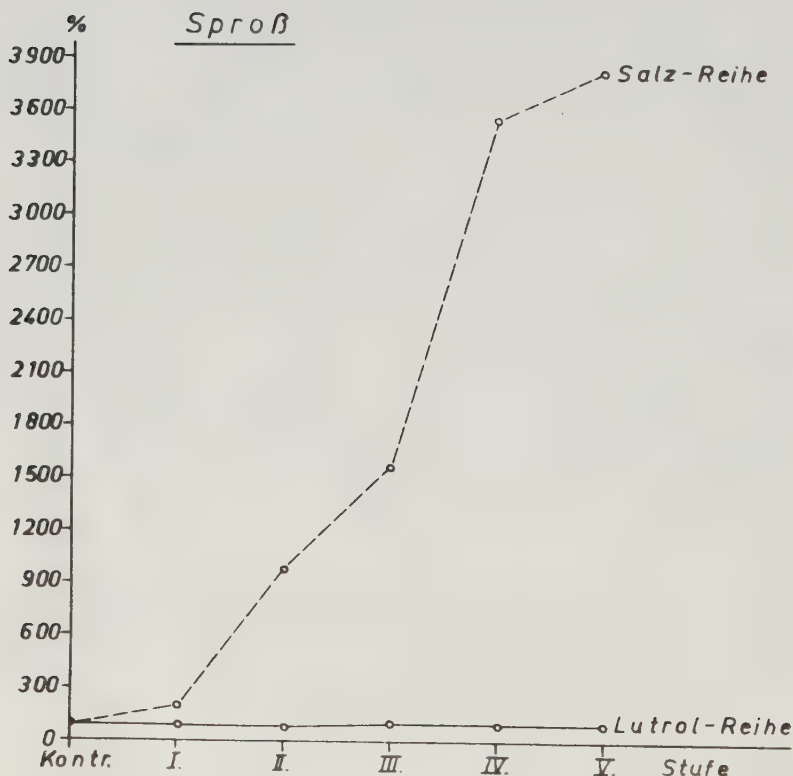
Darst. 11 Transpiration (gH_2O) und osmotische Werte (Atm.) von 25 Gerstenpflanzen in NL+0,3 mol Lutrol (2-12 Std. i. Licht)



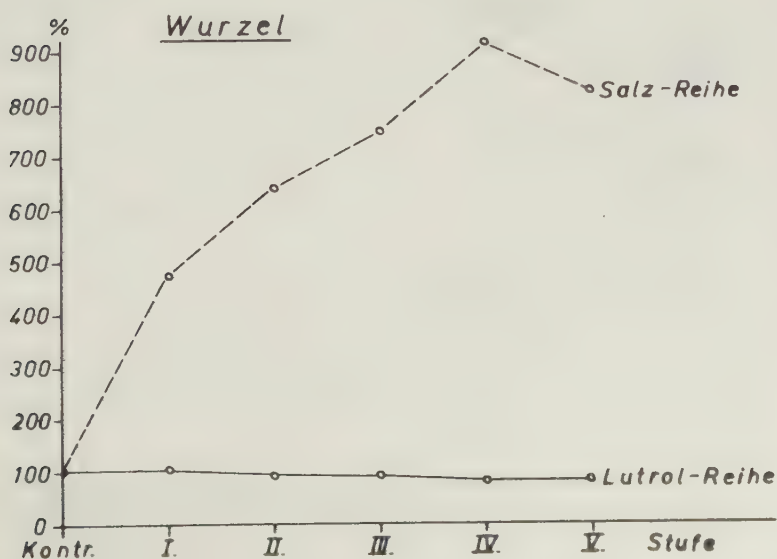
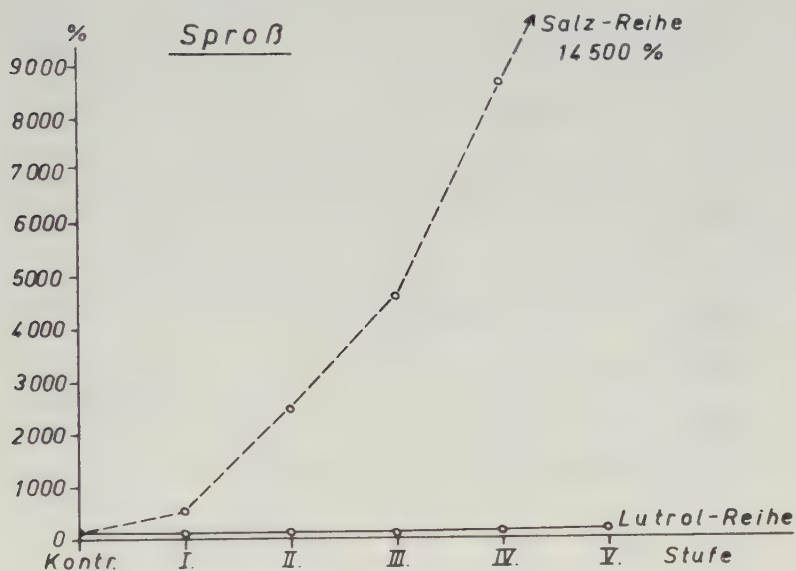
Darst. 12 Gewichtszunahme (rel., Kontr.=100) von Gerstenpflanzen in NL + 0,3 mol Lutrol (2-12 Std. im Licht)



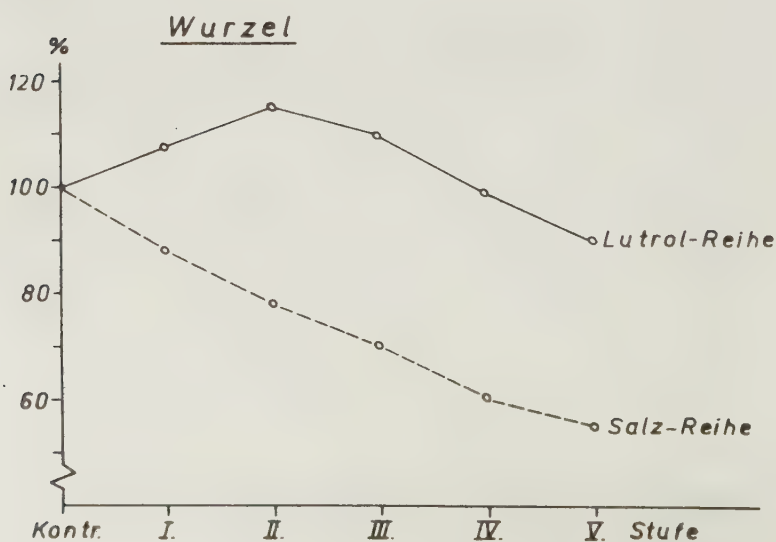
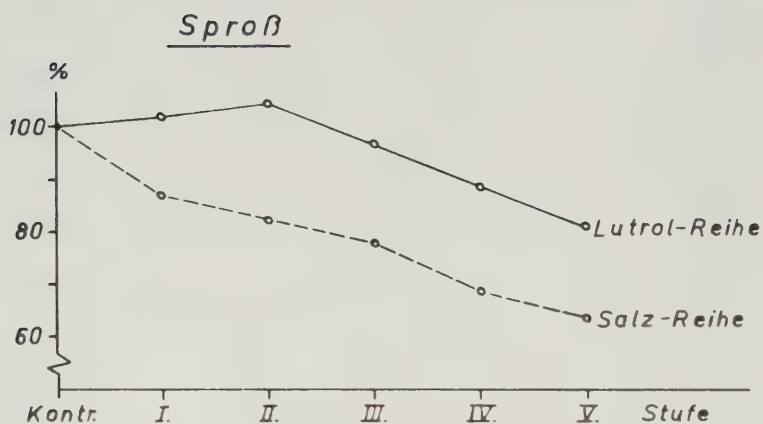
Darst.13 Na-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(1. Ernte — rel., Kontr. = 100)



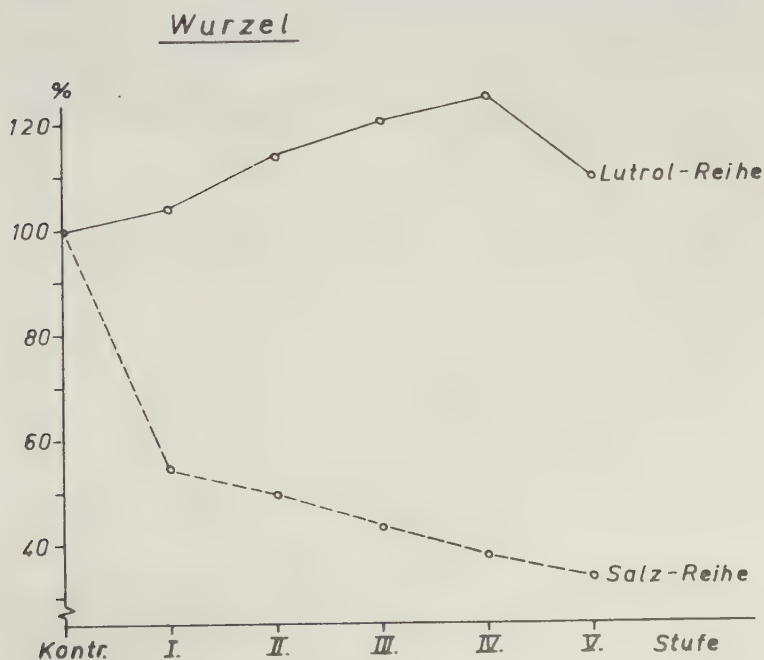
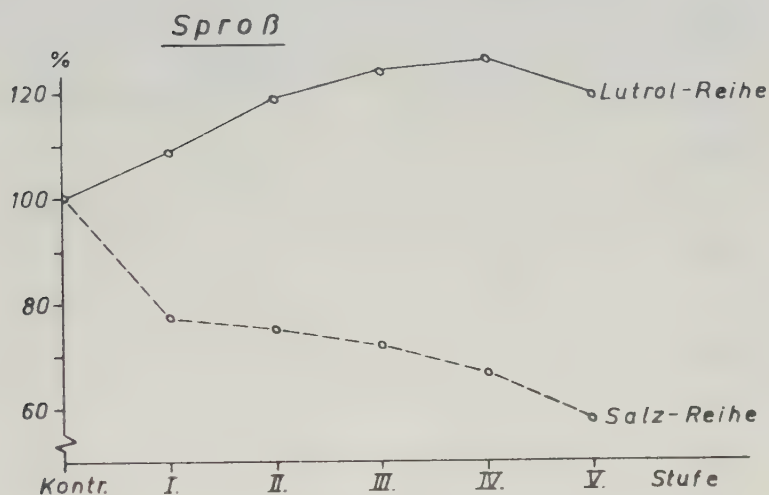
Darst. 14 Na-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(2. Ernte — rel., Kontr. = 100)



Darst.15 K-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(1. Ernte — rel., Kontr. = 100)



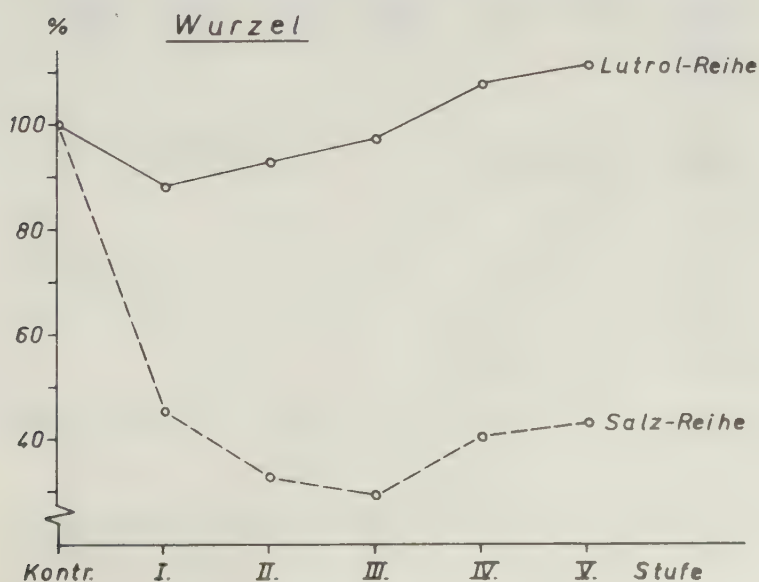
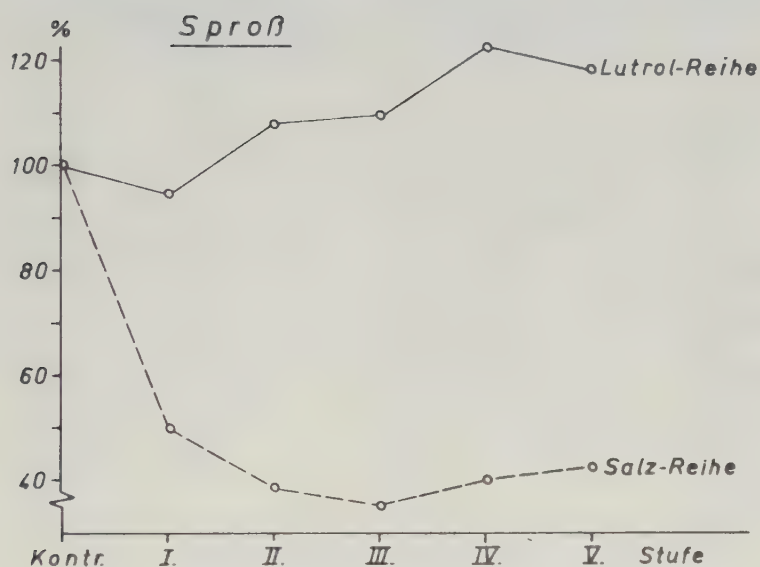
Darst.16 K-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(2. Ernte —rel., Kontr. = 100)



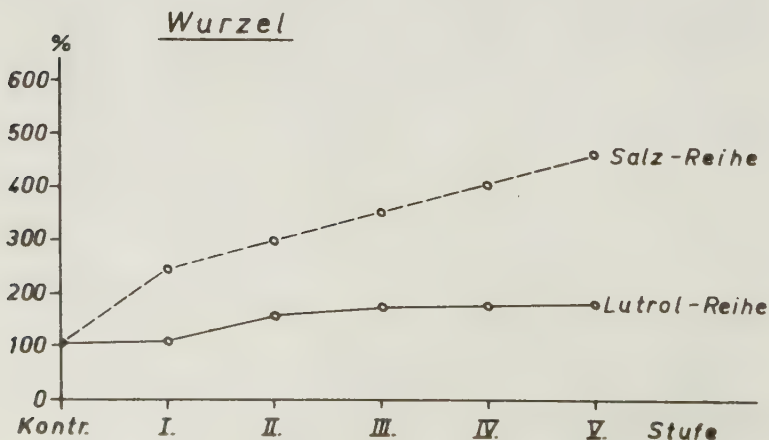
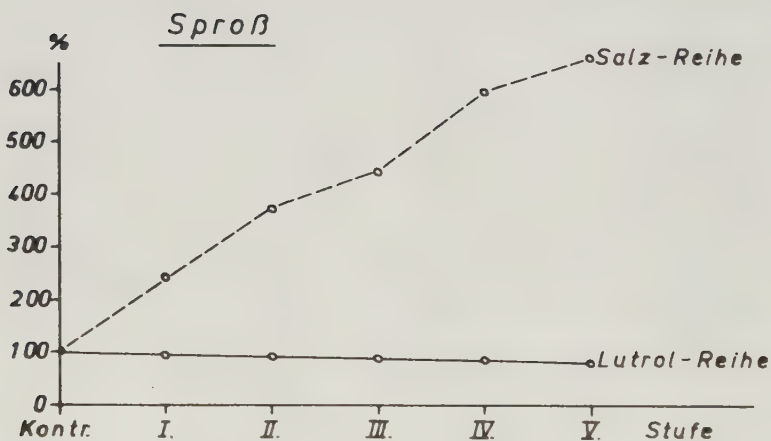
Darst.17 Ca-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(1. Ernte — rel., Kontr. = 100)



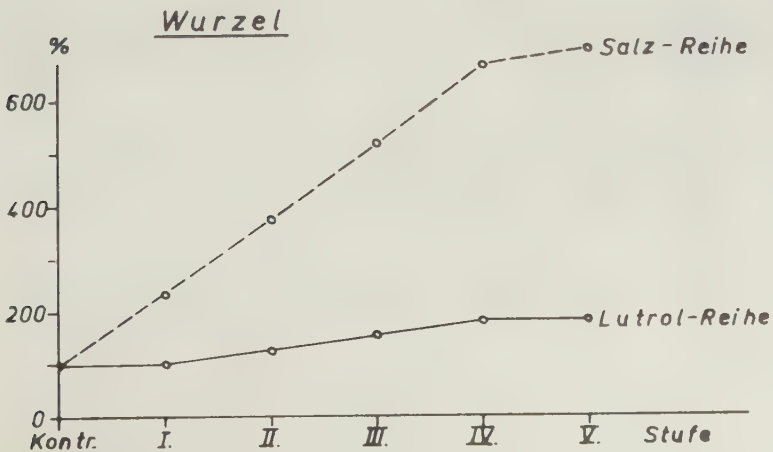
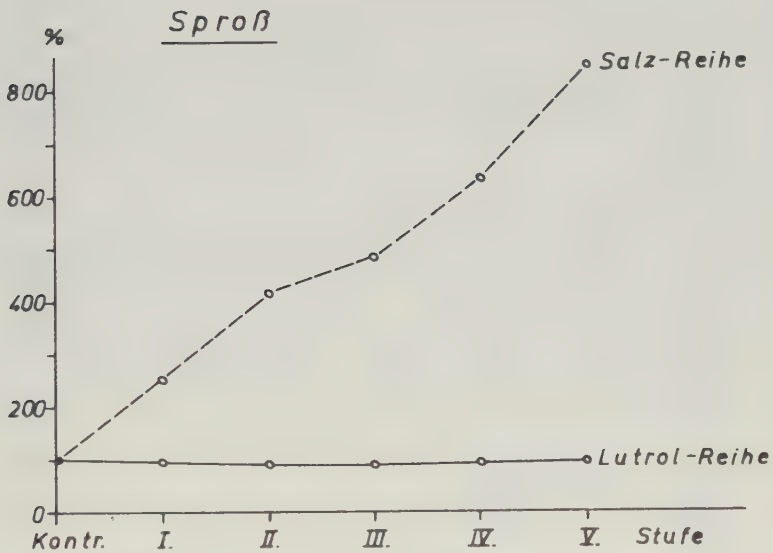
Darst.18 Ca-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(2. Ernte-rel., Kontr. = 100)



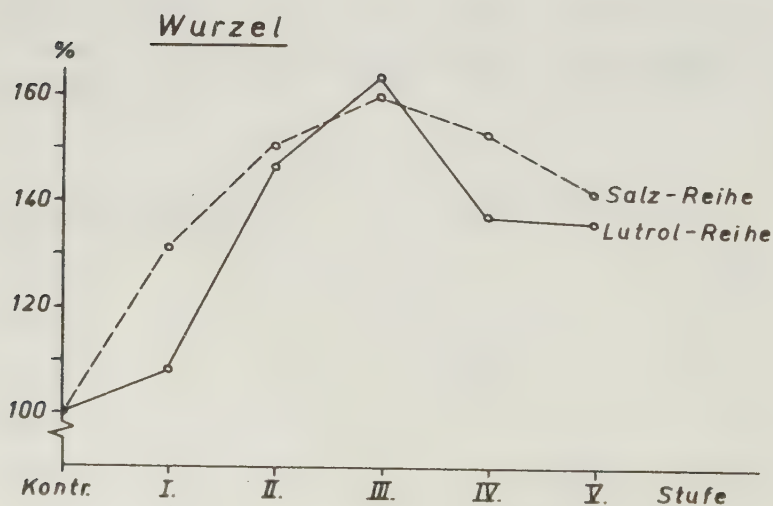
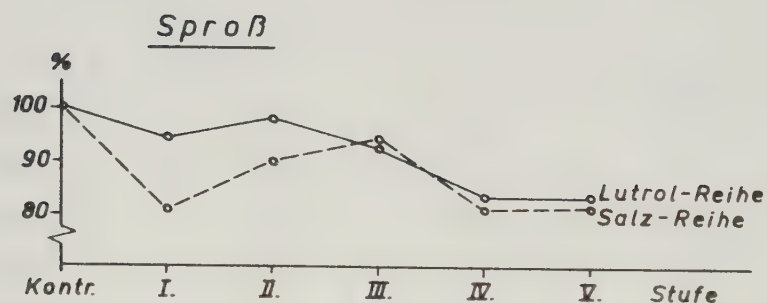
Darst. 19 Mg-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(1. Ernte — rel., Kontr. = 100)



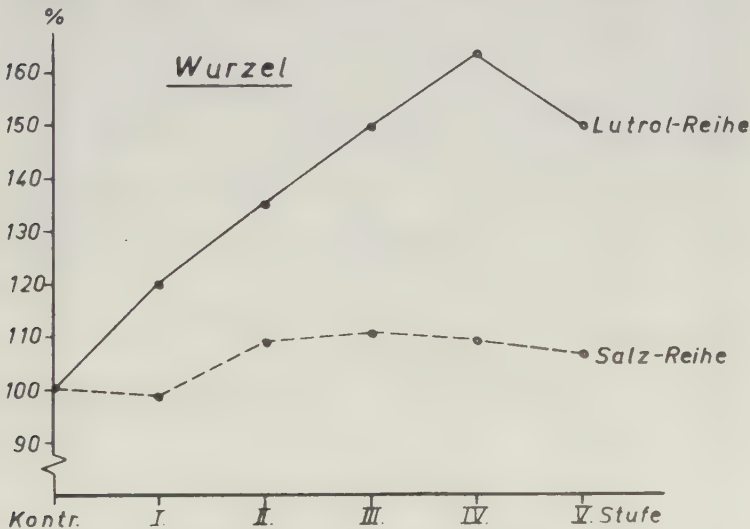
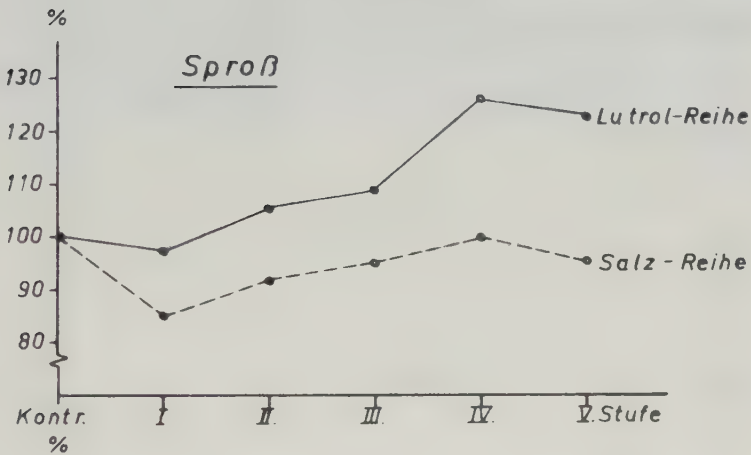
Darst. 20 Mg-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(2. Ernte — rel., Kontr.=100)



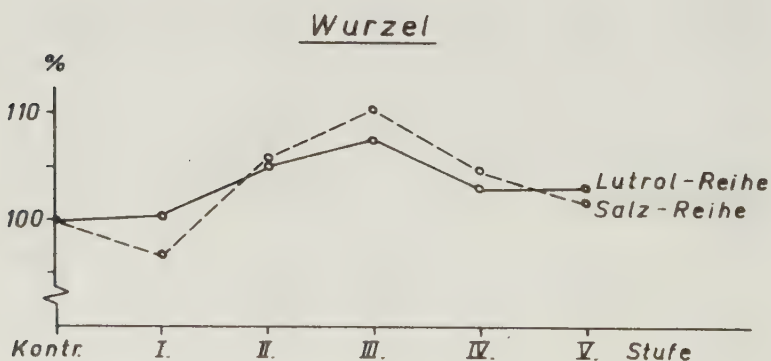
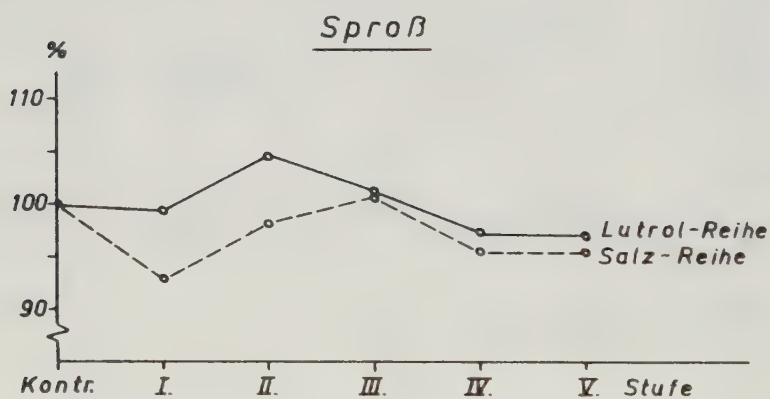
Darst. 21 P-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(1. Ernte — rel., Kontr.=100)



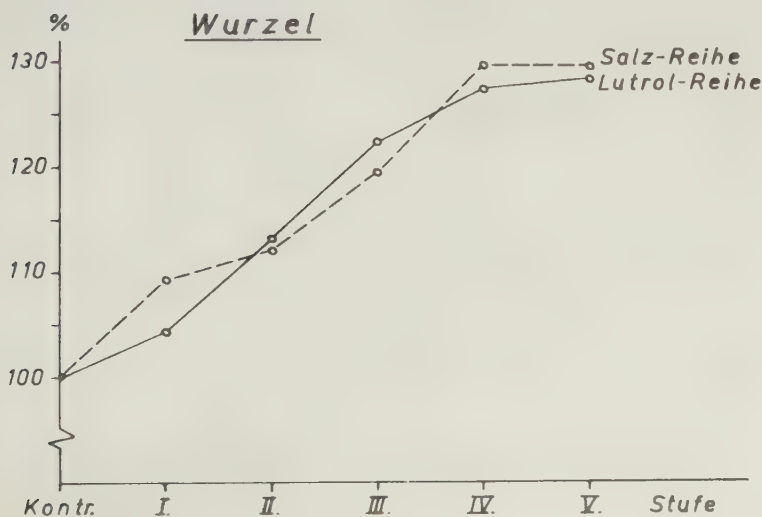
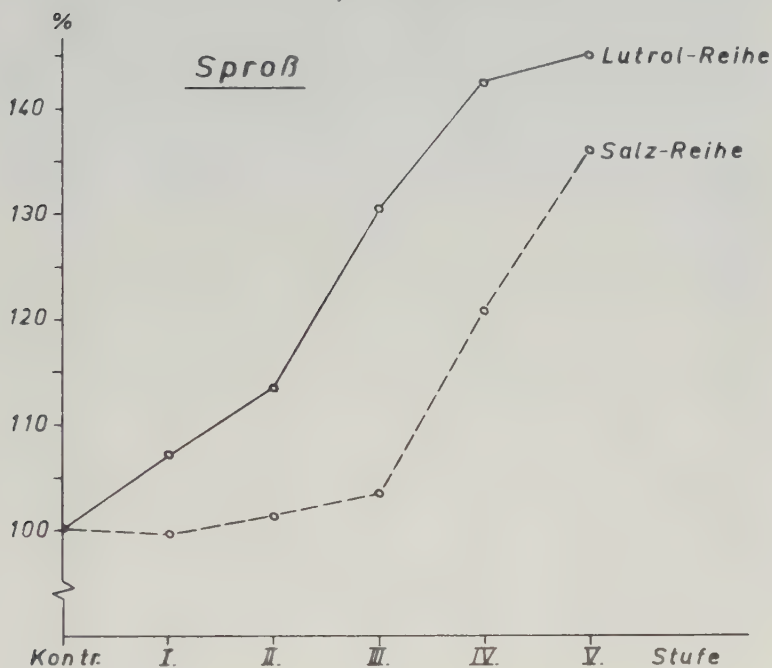
Darst. 22 P-Gehalte von Maispflanzen in
Lutrol- u. Salzlösungen (2. Ernte
— rel., Kontr. = 100)



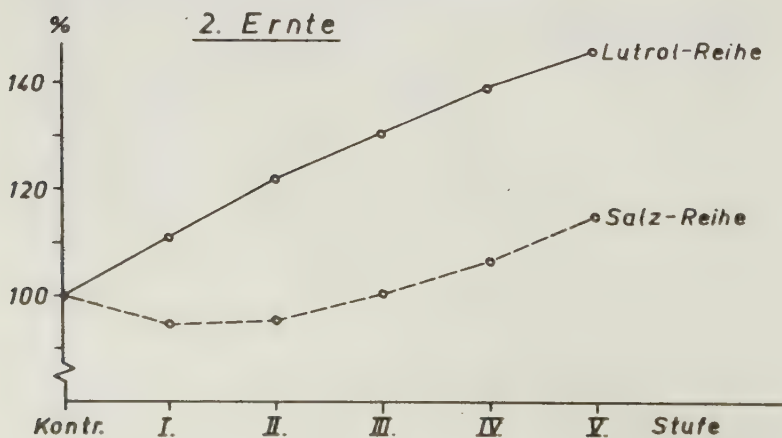
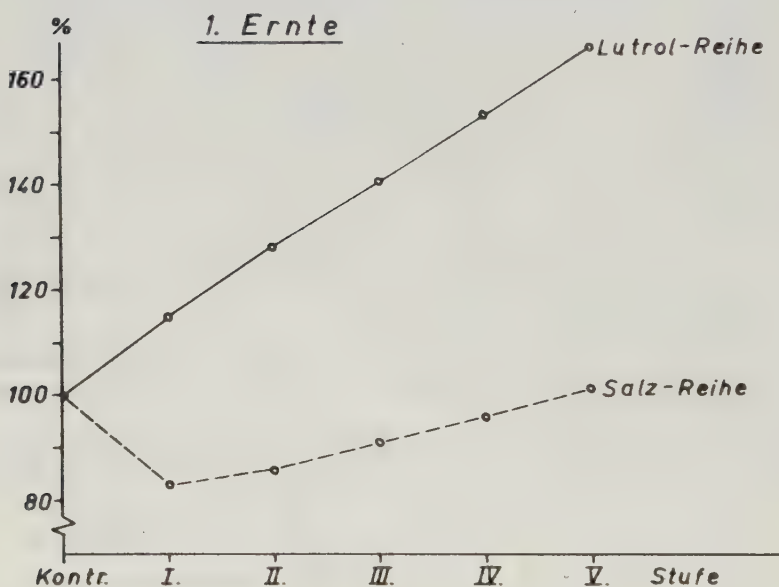
Darst. 23 N-Gehalte von Maispflanzen
in Lutrol- und Salzlösungen
(1. Ernte — rel., Kontr.=100)



Darst. 24 N-Gehalte von Maispflanzen in
Lutrol- und Salzlösungen (2. Ernte — rel., Kontr. = 100)



Darst. 25 Osmotischer Druck des Preßsaftes von Maispflanzen in Lutrol- und Salzlösungen (rel., Kontr. = 100)



L e b e n s l a u f

Am 14. November 1938 wurde ich als Sohn des Grundbesitzers Abdol-Hossein Meschgi und seiner Ehefrau Malektadj, geb. Hedajat in Schahreza/Iran, geboren.

Von 1945 - 1951 besuchte ich die Volksschule Kian in Schahreza.

Danach trat ich in der gleichen Stadt in die Oberschule Sepehr ein, wo ich 1959 die Reifeprüfung ablegte. Anschließend bewarb ich mich um die Zulassung zum Studium der Landwirtschaft in der Bundesrepublik Deutschland und kam 1961 nach Deutschland.

Von März bis Oktober 1961 war ich als Praktikant in einem landwirtschaftlichen Betrieb in Rabertshausen/Kreis Giessen tätig.

Meine Immatrikulation an der Justus Liebig-Universität in Giessen erfolgte zu Beginn des Wintersemesters 1961/1962.

Nachdem ich im gleichen Semester einen deutschsprachigen Kursus erfolgreich absolviert hatte, begann ich im Sommersemester 1962 mit dem Studium der Landwirtschaft und legte im Mai 1966 die Diplomprüfung ab.

Seit dem Wintersemester 1966/1967 begann meine vertiefte Ausbildung auf dem Gebiet der Pflanzenernährung. Während dieser Zeit wurde die vorliegende Arbeit angefertigt.

Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Linser, möchte ich für die Überlassung dieses Themas, für die wissenschaftliche Anleitung und die in jeder Hinsicht gezeigte großzügige Förderung herzlich danken.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. H. Kühn für seine stete Hilfsbereitschaft und wertvollen Ratschläge, sowie sein Interesse am Fortgang dieser Arbeit.

Mein Dank gilt auch Herrn Priv. Doz. Dr. W. Höfer, sowie Herrn Dr. K. Herwig für die freundliche Beratung bei der Durchführung der Versuche, und allen anderen Angehörigen des Institutes für Pflanzenernährung für ihr freundliches Entgegenkommen und ihre Hilfsbereitschaft.

